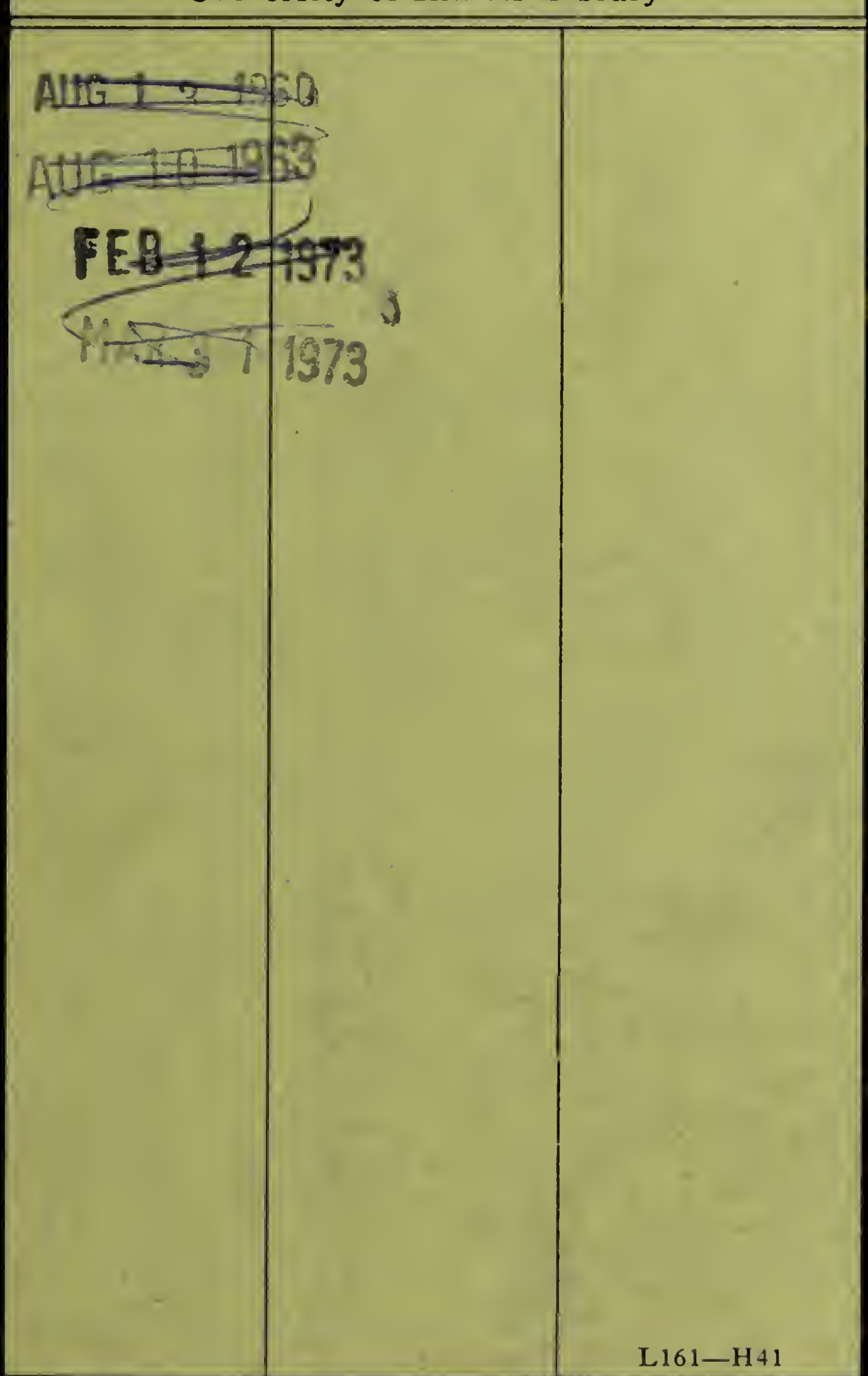





AUG 1 9 1960
AUG 10 1963
FEB 12 1973
1973

ARCHIVES

D'ANATOMIE MICROSCOPIQUE

TOME XVI

CONDITIONS DE LA PUBLICATION

Les *Archives d'Anatomie microscopique* paraissent par fascicules d'environ 150 pages.

4 fascicules paraissant à des époques indéterminées forment un volume. — On s'abonne pour un volume.

PRIX DE L'ABONNEMENT :

Paris, Départements et Union postale : **50** fr.

ARCHIVES
D'ANATOMIE MICROSCOPIQUE

FONDÉES PAR

E.-G. BALBIANI ET L. RANVIER

PUBLIÉES PAR

L. RANVIER ET **L.-F. HENNEGUY**

MEMBRE DE L'INSTITUT
PROFESSEUR HONORAIRE D'ANATOMIE GÉNÉRALE
AU COLLÈGE DE FRANCE

MEMBRE DE L'INSTITUT
PROFESSEUR D'EMBRYOGÉNIE COMPARÉE
AU COLLÈGE DE FRANCE

TOME XVI. — 1914-1915

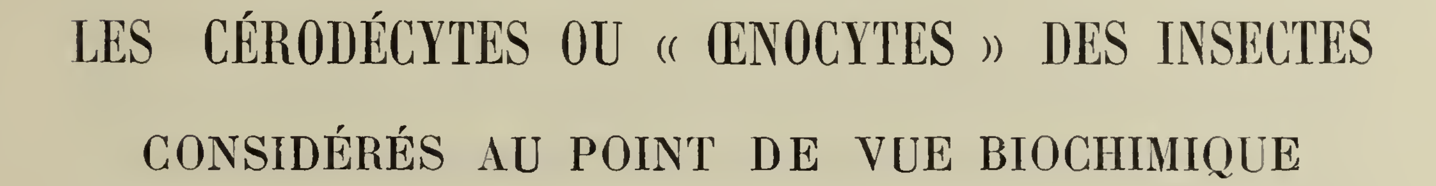
**Avec XIX planches hors texte en noir et en couleurs
et 162 figures dans le texte.**

PARIS
MASSON ET Cie, ÉDITEURS
LIBRAIRES DE L'ACADÉMIE DE MÉDECINE
120, BOULEVARD SAINT-GERMAIN (6e)

TABLE DES MATIÈRES DU TOME XVI

ARCHIVES

D'ANATOMIE MICROSCOPIQUE



LES CÉRODÉCYTES OU « ŒNOCYTES » DES INSECTES

CONSIDÉRÉS AU POINT DE VUE BIOCHIMIQUE

Par **A.-Ch. HOLLANDE**

Docteur ès sciences.
Pharmacien supérieur.
Chargé de cours de Zoologie à l'École supérieure de pharmacie de Nancy.

(*Travail des laboratoires de l'Institut de Zoologie de la Faculté des sciences de Grenoble et de l'École supérieure de pharmacie de Nancy.*)

Planches I-IV

SOMMAIRE

INTRODUCTION

Les œnocytes sont, comme on le sait, des cellules métamériques qui se rencontrent chez presque tous les Insectes. Tantôt isolés, indistinctement mêlés aux organes de la cavité générale de l'Insecte, tantôt accolés aux cellules adipeuses, les œnocytes sont souvent groupés autour d'un tronc trachéen péristigmatique auquel de fines trachées les rattachent; ces éléments peuvent encore être agglomérés les uns aux autres et former par fusion de leur cytoplasme un véritable syncytium.

Isolés, les œnocytes sont sphériques ou oblongs; accolés aux cellules adipeuses, ils en épousent fréquemment la forme; agglomérés les uns aux autres, ils constituent souvent de grandes nappes cellulaires.

Le noyau des œnocytes est circulaire et occupe le centre de la cellule; il est très riche en grains de chromatine retenant fortement les couleurs basiques d'aniline; suivant l'état de développement de l'œnocyte, il existe un, deux ou plusieurs nucléoles franchement acidophiles. On observe parfois deux noyaux par œnocyte comme chez l'imago de *Musca domestica* L.

Le protoplasme de l'œnocyte est homogène et a un aspect cireux chez les éléments jeunes; il est vacuolaire chez les cellules âgées et souvent présente des grains pigmentés dont la couleur varie du jaune au marron ou au vert.

Les œnocytes ont été observés pour la première fois par **Fabre** (1856); ils furent dans la suite étudiés par **Sirodot**, **Kölliker**, mais c'est surtout **Wielowiejski** (1886) qui attira l'attention sur ces éléments cellulaires, auxquels il donna le

nom d'*œnocytes*, par suite de la couleur *Weingelb* qu'ils présentaient[1].

Malgré de nombreuses recherches, le rôle physiologique et la fonction des œnocytes des Insectes demeurent encore actuellement inconnus.

Landois, en 1865, regardait les œnocytes comme des « Respirationzelle ». Plus récemment, **Pantel** (1898) chez le *Thrixion halidayanum*, **Koschevnikov** (1900) chez *Apis mellifica*, **Berlese** (1899-1902) chez *Tapinoma erraticum*, *Pheidole pallidula*, *Cynips tozae*, *Polistes gallica*, etc., **Nils Holmgren** (1902) chez *Apion flavipes* et *Dasytes niger*, **Rössig** (1904) chez les Cynipides et **Weissenberg** (1907) chez *Torymus nigricornis*, font des œnocytes des cellules d'excrétion. Pour **Berlese**, les œnocytes renfermeraient même des cristaux d'urates; ces urates se déposeraient durant la période nymphale au moment où les tubes de Malpighi cesseraient de fonctionner.

Au contraire, **Wielowiejski** (1886), **Kowalevsky** (1887), **Graber** (1890-91), **Verson et Bisson** (1891), **Wheeler** (1892), **Anglas** (1901), **W. P. Gee** (1911), **Stendell** (1911-12), **Verson** (1912) considèrent les œnocytes comme des cellules glandulaires.

Pour **Anglas**, les produits sécrétés par les œnocytes serviraient à « la cytolyse des cellules larvaires à disparaître », une part étant attribuée aux œnocytes dans la « lyocytose » des tissus de la larve. Pour **Verson** et **P. Schulze** (1913) (et d'après une citation de **Stendell**, 1912) la sécrétion serait en rapport avec les mues et la métamorphose; pour **Stendell** (1912), les produits élaborés joueraient un rôle important dans les processus de modifications du sang; pour **Wilson**, les œnocytes sécréteraient une enzyme aidant à la formation des corps gras, ou, se rangeant à une opinion déjà émise par **Anglas**, serviraient à l'élaboration des produits destinés soit à la nutrition des tissus en général, soit « à la désintégration des cellules larvaires destinées à disparaître durant la métamorphose ».

1. C'est intentionnellement que je laisserai ici de côté la bibliographie des œnocytes; on la trouvera exposée en détail dans les mémoires de **Ch. Pérez** (Fourmis et Guêpes, 1903 et 1911) ainsi que dans ceux de **Weissenberg** (1907) et de **Stendell** (1912).

Malgré ces nombreuses hypothèses, tous les auteurs concluent que la véritable fonction des œnocytes demeure encore inconnue. C'est ainsi que s'exprime **Ch. Pérez** (1911), en parlant des œnocytes des Guêpes : « Ce sont, dit-il, des glandes internes, peut-être, dont le rôle est encore à trouver, mais dont l'existence est trop générale pour ne pas correspondre à une fonction de première importance pour les Insectes », *loc. cit.*, p. 57. De même **W. P. Gee** (1911) à la fin de son étude sur les œnocytes de *Platyphylax designatus* conclut qu'il est difficile de savoir au juste quelle est la fonction de ces cellules particulières. « Just what the function of these peculiar cells may be it difficult to say », *loc. cit.*, p. 232. Enfin, tout récemment **Stendell** (1912) indique, en terminant son mémoire sur les œnocytes de *Ephestia Kuehniella*, que l'on ne sait rien encore sur la véritable fonction de ces cellules glandulaires. « So lange wir also nocht nichts über die wahre Function unserer Drüsenzellen wissen », *loc. cit.*, p. 45.

Bien que cet aperçu bibliographique soit rapide, on voit néanmoins combien grande doit être l'importance des œnocytes dans la biologie des Insectes. Quelle est la fonction réelle de ces cellules, quel peut être le rôle physiologique de ces éléments, telles sont les questions que je me propose d'étudier dans le présent mémoire.

Je passerai successivement en revue les diverses formes d'œnocytes que présentent les Insectes à l'état de larve et d'imago; avec **Stendell** (1912), je n'accepterai pas comme bien fondée la division des éléments glandulaires récemment apportée par **Verson** (1912) chez les Insectes. Cet auteur a dénombré ces éléments en « hypostigmatische, postlarvale, peritracheale et pericardiale Drüsenzellen »; les caractères différentiels qu'il indique reposent, en effet, à mon avis, sur des notions trop peu précises : le siège ou la localisation d'une cellule étant trop variable chez les Insectes pour être pris en considération; cette division amène d'ailleurs cet auteur à faire des anciens œnocytes des « cellules péritrachéales » et à les réunir de la sorte aux « cellules péricardiales » dont pourtant la fonction excrétrice les sépare nettement.

Pour désigner les œnocytes des larves et des imago des Insectes, j'emploierai les termes d' « œnocytes larvaires » et d' « œnocytes imaginaux » au sens de **Koschevnikov**, ces dénominations ne présumant en rien de l'origine et surtout de la place si variable des œnocytes chez l'Insecte.

Le nom d'*œnocyte* donné par **Wielowiejski** aux éléments que je vais étudier de même que celui de *xanthocyte* indiqué par **Graber**, ne constituent pas, selon moi, de bonnes appellations[1]; ces mots mentionnent en effet que ces cellules sont colorées en jaune, nous verrons qu'au contraire, non seulement les œnocytes sont parfois incolores, mais encore qu'ils peuvent être teintés non pas en jaune mais en vert ou en marron.

Ces cellules étant fréquemment chargées de cristaux de cire, comme nous le verrons au cours de ce travail, je propose de dénommer les œnocytes ou xanthocytes des Insectes du nom de *cérodécytes*[2], ce nom n'impliquant aucunement leur coloration et indiquant en même temps leur propriété de former de la cire.

Je commencerai cette étude par l'examen des différentes formes de cérodécytes; j'étudierai ensuite l'évolution des cérodécytes larvaires et imaginaux, et je passerai en revue les différents corps figurés contenus dans le protoplasme de ces cellules. Je mentionnerai enfin les diverses expériences que j'ai effectuées sur ces éléments, ainsi que les résultats que j'ai pu obtenir; ceux-ci, joints aux indications fournies par la cytologie et la microchimie des pigments et des différents corps figurés cytoplasmiques me permettront de mettre en évidence quelques-unes des fonctions des cérodécytes.

Méthodes de recherches.

Cette étude des cérodécytes a surtout été faite sur les cellules vivantes. L'examen de ces éléments m'a révélé de la sorte un grand nombre de corps figurés (grains pigmentés, cristaux) qu'il ne m'aurait pas été possible d'étudier sur les coupes histo-

1. C'est également l'opinion de **Koschevnikov**, 1900.
2. De κηρωδης = plein de cire et κυτος = cellule.

logiques, ces corps figurés étant dissous lors des manipulations nécessitées par la technique.

Les réactions microchimiques ont également été toutes effectuées directement sur les produits inclus dans la cellule vivante.

Comme méthodes histologiques, j'ai employé les méthodes courantes de coloration (hémalun-éosine, hématoxyline au fer, Giemsa, etc.), mais j'ai surtout utilisé la méthode que j'ai indiquée en 1912, la différenciation chromatique des éléments de la cellule par l'emploi de quatre colorants électifs. Toutefois à la sortie de la préparation du bain colorant formé par le Magentaroth, au lieu de laver de suite à l'eau ordinaire, j'enlève l'excès de Magentaroth en plongeant la préparation dans un mélange comprenant : alcool à 96°, 150 centimètres cubes + acide chlorhydrique, une goutte ; lavées ensuite à l'eau (10'), les coupes sont colorées par l'orange phosphomolybdique (5'), puis lavées à nouveau à l'eau (2') et enfin traitées par le Lichtgrün et montées dans le baume de Canada suivant le procédé indiqué.

Il importe, pour bien retrouver la place des cristaux solubles dans les réactifs employés, d'obtenir une bonne fixation du cytoplasme de l'œnocyte et d'éviter certains artefacts, comme ceux dus par exemple à l'emploi du sublimé.

J'ai obtenu de très bonnes fixations avec le mélange suivant qui doit être effectué un mois au moins avant son emploi.

Une première solution A comprend :

Solution aqueuse saturée (faite à chaud) d'acide picrique et refroidie	150$^{cm^3}$
Solution aqueuse acide chromique à 1 p. 100 . .	150$^{cm^3}$
Acétade de Cu (verdet de Montpellier).	0^{gr},75

Une deuxième solution B renferme :

Formaldéhyde 40 p. 100	72$^{cm^3}$
Acide acétique glacial.	8$^{cm^3}$

A 270 centimètres cubes de la solution A, mélanger 30 centimètres cubes de la solution B ; le liquide brunit peu à peu,

puis verdit au bout d'un mois, le mélange fixateur est alors prêt pour l'emploi.

La fixation dure vingt-quatre heures, et est suivie d'un lavage à l'eau durant un temps égal; la pièce est ensuite passée par la série des alcools.

A partir de l'alcool à 96°, j'ai évité l'emploi du chloroforme et du xylol pour amener la pièce jusqu'à la paraffine. Je fais passer la pièce fixée, à sa sortie de l'alcool éthylique à 96°, dans de l'alcool amylique où elle demeure vingt-quatre heures, puis dans de l'huile de vaseline renouvelée deux ou trois fois pendant vingt-quatre à quarante-huit heures. (On peut y conserver les préparations durant des mois sans aucune altération.) De l'huile de vaseline la pièce est mise à l'étuve, quatre à cinq heures dans de la paraffine fondant à 40°, et de là portée dans de la paraffine à 53° fondue, durant une demi-heure ou plus, puis incluse. On obtient par ce procédé d'inclusion des détails cytologiques excessivement délicats (cf. Pl. IV, fig. 47).

I. — MORPHOLOGIE ET HISTOLOGIE DES CÉRODÉCYTES

Les auteurs sont à peu près d'accord actuellement pour reconnaître aux cérodécytes des Insectes une origine ectodermique. Avec **Wheeler** (1892), ils admettent généralement que les cérodécytes sont des cellules métamériques, naissant chez la larve de l'ectoderme et se différenciant chez l'imago aux dépens de cellules tégumentaires durant la métamorphose.

Les cérodécytes restent la plupart du temps cantonnés dans l'abdomen. Ils se multiplient, lors de leur formation, par voie mitotique; dans la suite ils cessent de se diviser par mitose, mais croissent rapidement de volume.

Deux générations existent constituant ainsi : les cérodécytes larvaires et les cérodécytes imaginaux[1]. Dans certains cas, on a signalé que les cérodécytes larvaires, au lieu d'être détruits

1. Au sens de **Koschevnikov** (1900).

durant la métamorphose, formaient, par voie de bourgeonnement, les cérodécytes imaginaux [Fourmi et Galéruque de l'Orme selon **Pérez** (1902) et **Poyarkoff** (1910)]. Pour **Vaney** (1902), les cérodécytes larvaires persisteraient tels que chez les imagos des Diptères supérieurs (*Simulia*, etc.).

Laissant de côté dans ce travail l'origine des cérodécytes larvaires et imaginaux, je n'étudierai ces cellules qu'au point de vue histo-physiologique.

Pour cette étude, il y a lieu tout d'abord de distinguer les cérodécytes des Insectes des cellules péricardiales. On ne rencontrera pratiquement qu'exceptionnellement des cellules péricardiales mélangées à eux, si l'on a soin, pour l'examen *in vivo*, de ne considérer que les cérodécytes existant accolés aux bords latéraux externes des segments abdominaux; il suffit, à cet effet, de sectionner avec des ciseaux ces parties du corps de l'Insecte et d'étudier les cérodécytes ainsi séparés des cellules péricardiales; dans tous les cas où le doute pourra exister, il sera utile toutefois de toujours comparer le cérodécyte présumé avec les cellules péricardiales [1], ou les cellules des « cordoni ghiandolari » de **Verson** quand ces derniers existent.

Morphologie. — La forme des cérodécytes varie considérablement; normalement sphériques, ces cellules peuvent devenir polyédriques par compression, et se souder entre elles pour former des placards de cellules.

Le volume du cérodécyte s'accroît parfois considérablement, à tel point qu'il devient alors difficile de reconnaître dans le cérodécyte arrivé à son complet développement le cérodécyte larvaire du début.

L'augmentation du volume paraît se produire en raison inverse du nombre de ces cellules. Ainsi chez les imagos de *Musca domestica* où les cérodécytes sont très nombreux, leur

1. Les cérodécytes se différencient des cellules péricardiales par leur incapacité, comme nous le verrons, d'excréter le carminate d'ammoniaque. Au point de vue histologique, ils se différencient des cellules péricardiales, par la forme de leur noyau généralement unique (rarement deux : *Musca domestica*); les cellules péricardiques sont au contraire pourvues de deux ou de plusieurs noyaux; l'aspect des cellules péricardiales, leur disposition autour du sinus cardiaque, et leur fonction d'excrétion permettent difficilement de confondre ces éléments avec les cérodécytes.

volume est excessivement restreint et ne dépasse pas celui de la cellule adipeuse; chez les chenilles, et entre autres, chez celles de *Vanessa Io* et *urticæ* les cérodécytes sont, au contraire, peu nombreux, mais ont un volume énorme, de beaucoup supérieur à celui de la cellule adipeuse; que le nombre soit restreint ou considérable, le volume et la surface des cérodécytes semblent devoir être à peu près constants pour des dimensions déterminées du corps de l'Insecte.

L'accroissement du volume des cérodécytes larvaires se fait au fur et à mesure que la larve grandit. D'après **Rössig**, chez les jeunes larves de *Dryophanta divisa* Htg, les « œnocytes » mesurent 67 μ; un mois après, lorsque les larves ont grandi, ces mêmes « œnocytes » atteignent 89 μ.

W. P. Gee a indiqué en un tableau que je reproduis ici, les dimensions des « œnocytes » de *Platyphylax designatus* Walker :

Length of Larva.	*Length of Cell.*	*Length of Nucleus.*
—	—	—
4mm,5	18 μ, 4	10 μ, 4
6	24	12
12	40	20 , 6
22	77	43 , 5
Pupa	103 , 1	63 , 5
Early imago	94 , 3	62 , 9

Comme on le voit d'après ce tableau, les cérodécytes larvaires augmentent de volume au fur et à mesure que la larve grandit, c'est-à-dire au fur et à mesure qu'elle approche de la métamorphose; en outre, on constate que, chez l'imago, les cérodécytes sont moins gros que chez la larve. **Pérez** (1901-1902) a fait de semblables observations chez les Fourmis (*Formica rufa*).

Suivant la situation que les cérodécytes occupent dans le corps de l'Insecte, suivant les rapports qu'ils ont avec les cellules du corps adipeux, et les aspects qu'ils présentent, on peut classer pour l'étude, les cérodécytes en deux grandes catégories :

1° Les cérodécytes sont situés en dehors du tissu adipeux, et ne font pas partie du tissu adipeux.

Ou bien :

2° Les cérodécytes sont intercalés entre les cellules adipeuses et sont adhérents par une ou plusieurs faces avec elles.

Parmi ces cérodécytes, certains demeurent isolés, et indépendants tout en étant attachés à des trachées; d'autres au contraire se groupent, se soudent entre eux, et arrivent parfois à former de véritables syncytiums.

Ces diverses formes peuvent être résumées dans le tableau suivant :

1re Catégorie. — *Cérodécytes situés au dehors du tissu adipeux.*

1. Les cérodécytes demeurent isolés; leur forme est plus ou moins sphérique.
   Le volume du cérodécyte est inférieur ou atteint, sans généralement le dépasser, le volume de la cellule adipeuse. Pas de différenciation protoplasmique en ectoplasme et endoplasme.
   Ex. : imago d'*Apis mellifica.*

2. Les cérodécytes tout en demeurant séparés se groupent par petits paquets les uns à côté des autres, sans que leurs membranes adhèrent; leur protoplasme est différencié en deux zones, l'une interne endoplasme, l'autre externe ectoplasme.
   Ex. : Chenilles de *Vanessa io*; imago de *Stenophylax* et *Phryganea* (Pl. III, fig. 36 et fig. 41).

3. Les cérodécytes, semblables à ceux d'*Apis mellifica*, au lieu de rester indépendants se groupent et leurs membranes adhèrent les unes aux autres; les cérodécytes sont attenants à un tronc trachéen dérivant souvent d'un tronc trachéen irradiant des cellules adipeuses; on dirait *in vivo* des cellules adipeuses sans graisse.
   Ex. : larve de *Carabidæ*, imago de *Carabus violaceus*, imago de *Cetonia aurata*, imago de *Quedius*, de *Philonthus* (Pl. II, fig. 20).

4. Les cérodécytes arrivent à former un véritable syncytium.
   Ex. : imago de *Scatophaga merdaria* et *stercoraria* (Pl. III, fig. 25).

2me Catégorie. — *Cérodécytes intercalés entre les cellules adipeuses.*

1. Les cérodécytes isolés s'enfoncent comme un coin dans les cellules adipeuses.
   Ex. : imago de *Cicindella sylvatica*; de *Timarcha* (Pl. II, fig. 19 et Pl. III, fig. 40).

2. Les cérodécytes adhèrent aux cellules adipeuses par plusieurs faces.
   Ex. : imago de *Musca domestica* (Pl. II; fig. 17).

Jeunes, les cérodécytes ont un protoplasme incolore, homo-

gène et à aspect cireux; âgés, les cérodécytes ont un protoplasme rempli de vacuoles à contenu incolore; lorsque le cérodécyte est coloré, le pigment se présente soit sous une teinte uniformément répandue dans le protoplasme, soit sous l'aspect de grains pigmentaires, localisés le plus souvent à la périphérie de la cellule. Fréquemment, dans le protoplasme de ces jeunes cérodécytes, s'observent de petits grains ronds, incolores et très réfringents; dans le protoplasme des cérodécytes âgés, il existe souvent des cristaux incolores, étirés et effilés en forme d'aiguille, ou encore diversement ondulés.

Avant d'entreprendre l'étude bio-chimique des différents éléments figurés du protoplasme des cérodécytes, je signalerai les particularités histologiques que j'ai observées chez les cérodécytes de quelques Insectes.

Remarques histologiques sur les cérodécytes. — Imago de *Staphylinus fossor* Scop. — Le cytoplasme des cérodécytes de ce Coléoptère, au lieu d'être homogène comme celui des cérodécytes des autres Insectes montre fréquemment *in vivo* une structure radiée, due à la présence d'un nombre considérable de fins grains disposés en rangées plus ou moins parallèles (Pl. I, fig. 8 et 9); après les méthodes de fixation ordinaires ces grains sont difficilement visibles.

Larve de *Chironomus plumicornis* W. — Selon Wielowiejski (1886), le premier auteur qui a défini et décrit la cellule « œnocyte », il y aurait chez la larve du Chironome cinq « œnocytes », disposés de chaque côté du corps, par segment abdominal; quatre de ces cellules forment un petit groupe, dont le cinquième « œnocyte » est écarté. « Les (quatre) cellules groupées sont ovales, dit l'auteur, et réunies à de fines trachées; elles ne renferment jamais de gouttes de graisse; elles ont des granulations jaune-vin (Weingelb) ». Ces cellules n'ont qu'un noyau. « La cinquième cellule a deux noyaux; le protoplasme est rempli soit de fines gouttelettes (pas de la graisse), soit d'une masse très réfringentes. » (*Loc. cit.*)

En examinant ces cellules, j'ai reconnu que seules les quatre cellules groupées étaient des cérodécytes, la cinquième cellule étant une glande formée de deux cellules différentes. J'ai figuré

(Pl. IV, fig. 44 et 45) un cérodécyte et la glande (5e œnocyte de Wielowiejski) à deux cellules. Fixées par le mélange chromo-cuprique et formol-picro-acétique indiqué au début de ce travail, après coloration selon la méthode des quatre colorants électifs [1], ces deux cellules se différencient nettement l'une de l'autre, et des cérodécytes vrais.

Les cérodécytes vrais ont un noyau riche en grains de chromatine indifféremment situés sur des filaments de linine; il y a un ou plusieurs nucléoles par noyau. Tout autour du noyau, se voient fréquemment, comme dans la figure 45, des substances coagulées par le réactif et se colorant en bleu grisâtre par l'hématéine alunée; ces masses sont peut-être des produits de sécrétion; je n'oserai affirmer que ces produits proviennent du noyau, bien que Stendell (1912) ait récemment examiné des cérodécytes chez *Ephestia Kuenhiella* Zeller, où du noyau s'échapperaient des substances qui se répandraient ensuite dans le protoplasme de la cellule. La figure 45 nous montre encore que le protoplasme du cérodécyte présente à la périphérie de petites inclusions, mal différenciées qui se colorent faiblement par l'orange G.

Le cinquième « œnocyte » de Wielowiejski est constitué par une glande formée de deux cellules; ce n'est pas un cérodécyte. Fixées et colorées par les méthodes précédentes, les deux cellules de cette glande se colorent différemment. L'une des cellules, la principale, a son protoplasme vacuolaire, se colorant en vert par le Lichtgrün; l'autre, la petite cellule qui coiffe comme d'une calotte la précédente, a son protoplasme fortement basique et prend une couleur gris bleutée en présence de l'hématéine alunée. Les noyaux de ces deux cellules possèdent la même structure que les noyaux des glandes salivaires; le noyau de la cellule principale étant beaucoup plus gros que le noyau de la petite cellule à protoplasme basique. Dans le protoplasme vert de la grosse cellule se voient, peu différenciées, quelques granulations verdâtres.

Peut-être pourrait-on identifier la cellule principale à une

1. Cf. Hollande, 1912.

cellule glandulaire de la cuticule, et la cellule annexe à celle du canalicule tégumentaire, ici non existant; une telle structure se rencontre d'ailleurs dans les glandes à aldéhyde salicylique des larves de *Melasoma populi*, ainsi que je l'ai indiqué il y a quelques années (Hollande, 1909).

Larve de *Phryganea striata* L. — Les produits accumulés dans le protoplasme des cérodécytes sont, en général, assez difficiles à colorer dans les préparations histologiques, étant la plupart du temps entièrement solubles dans le chloroforme ou le xylol qui servent au montage des préparations dans le baume de Canada. J'ai néanmoins pu observer dans un cas, chez les cérodécytes de larve de *Phryganea striata* L., la trace de ces produits par la coloration en rouge pourpre de substances acidophiles non dissoutes par les réactifs (Pl. IV, fig. 46). Cette figure 46 montre encore la disposition que prend le noyau ramifié de ces cellules, et la richesse de ce noyau en fins grains de chromatine.

Dans le protoplasme des cérodécytes des larves de *Cimbex saliceti* Zadd, on observe tout autour du noyau de petits grains qui se colorent en bleu par le Giemsa ; chez les cérodécytes de la larve de *Telephorus rusticus* Fall, il existe de semblables granulations, à contours plus ou moins anguleux et qui se colorent en rouge pourpre par l'emploi de la méthode des quatre colorants électifs, alors que le protoplasme de ces cellules prend fortement l'orange G (Pl. IV, fig. 48); on voit également par le dessin de cette cellule la quantité parfois considérable de nucléoles que le noyau peut renfermer.

Scatophaga. — Les cérodécytes des imagos de *Scatophaga merdaria* Fabr. et de *S. stercoraria* L. (Fig. I) renferment jusqu'à 8 et 16 noyaux; je pense, sans pouvoir l'affirmer, que ces formations sont dues à la réunion de plusieurs cérodécytes dont les protoplasmes se seraient fusionnés. Les noyaux possèdent, à côté d'un nucléole franchement acidophile, une masse à contour plus ou moins arrondi, colorée en bleu clair par l'hématéine alunée, qui apparaît comme un faux nucléole. Le noyau des cellules adipeuses de ces Insectes présente la même particularité. Ces éléments diffèrent notablement des cellules péricardiales, avec lesquelles ils ne peuvent être confondus.

Cionus olens. — Les rapports cytologiques qui existent entre les cérodécytes et les trachées sont encore très mal connus, aussi n'est-il pas inutile de signaler les observations faites à ce sujet chez les cérodécytes larvaires du *Cionus olens*. J'ai pu suivre la pénétration de fines trachéoles à l'intérieur même du cytoplasme des cérodécytes de cet Insecte; ces tra-

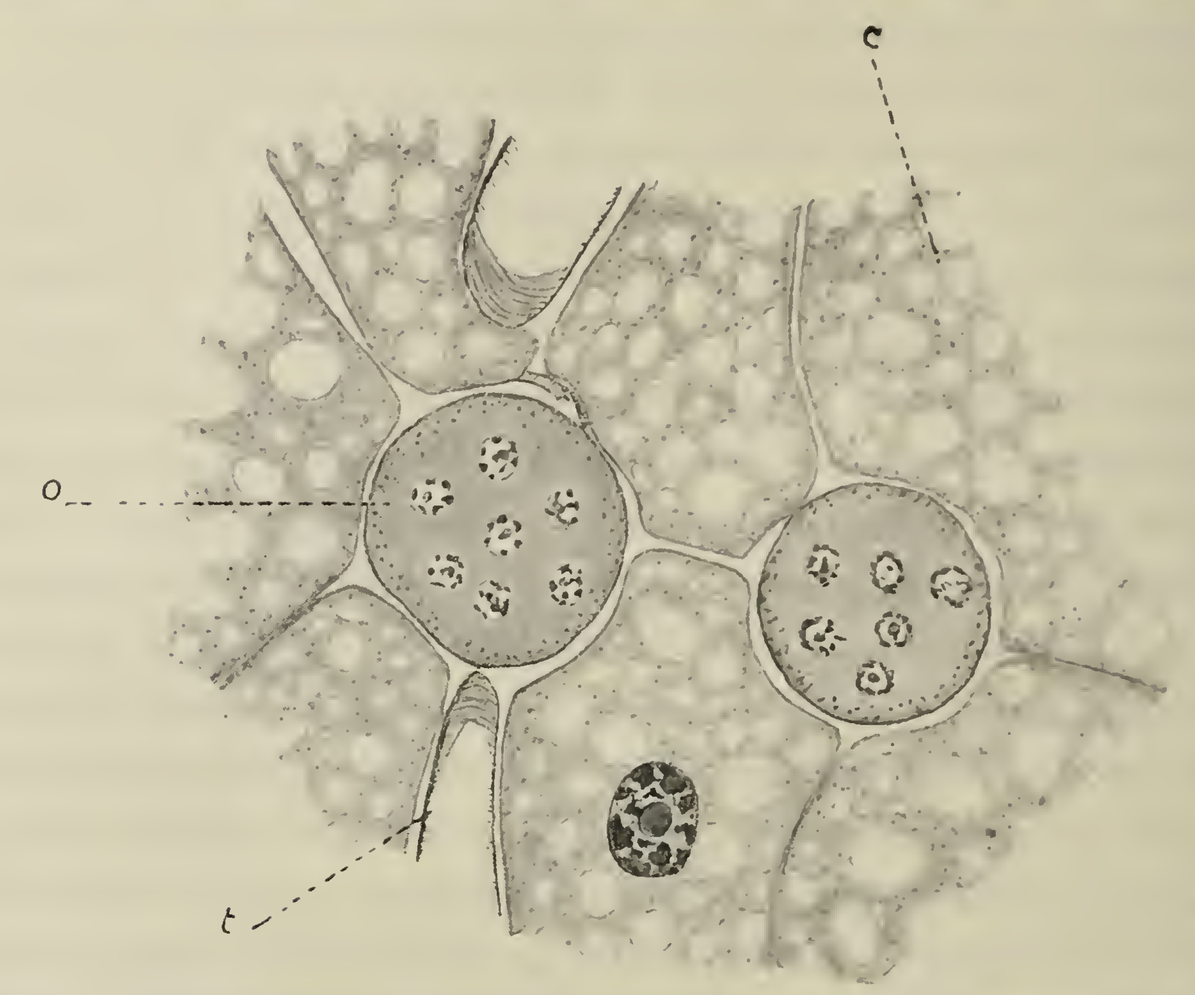


Fig. I. — Deux cérodécytes d'imago de *Scatophaga merdaria* L., entourés de cellules adipeuses. × 250.

chéoles (Pl. IV, fig. 43) sont colorées en vert pâle par le Licht-grün dans la méthode des 4 colorants électifs, et grâce à cette teinte spéciale différente de celle du protoplasme, on peut voir que la terminaison de la trachée se produit par un canalicule protoplasmique qui va s'amincissant de plus en plus jusqu'à disparaître complètement, en se confondant avec le cytoplasme de la cellule.

Prenant (1899) a déjà signalé la terminaison des trachées dans les cellules trachéales des Insectes, chez la larve de l'Œstre du Cheval (*Gastrophilus equi* Fabr.), et, à ce sujet, il est intéressant de noter que cet auteur en parlant de ces cellules dans son traité d'histologie, ajoute (p. 185) que « les cellules trachéales paraissent rentrer dans la catégorie des œnocytes ». De la

terminaison des trachées dans le protoplasme des « œnocytes » d'un Insecte, — et en admettant même que cette terminaison se retrouve dans les « œnocytes » de tous les Insectes, — il ne s'ensuit pas que l'on doive conclure pour cela, comme nous le verrons dans la suite, que les cérodécytes soient des cellules de la respiration.

II. — LES PIGMENTS DES CÉRODÉCYTES

Le protoplasme incolore et homogène des jeunes cérodécytes larvaires et imaginaux peut, ainsi qu'il a déjà été dit, se charger de pigment au cours de la vie de l'Insecte, ou demeurer incolore comme chez la larve du *Phytomyza sp.* vivant dans les feuilles de l'Hépatique trilobée.

L'apparition du pigment se manifeste tantôt chez les cérodécytes larvaires et imaginaux de la même espèce, tantôt, pouvant faire défaut chez les cérodécytes larvaires, elle ne se produira que chez les cérodécytes imaginaux, ou bien encore inversement, le pigment manquera chez les cérodécytes imaginaux et existera chez les cérodécytes larvaires. Nous allons voir qu'une étroite relation semble exister entre la formation du pigment et la nourriture de l'Insecte.

Évolution du pigment chez les cérodécytes. — L'évolution du pigment des cérodécytes, qu'il s'agisse de cérodécytes larvaires ou imaginaux, est la même chez tous les Insectes que j'ai examinés. Je prendrai comme type d'études les cérodécytes larvaires des chenilles de *Vanessa Io* L. et de *Vanessa urticæ* L.

C'est à partir de la deuxième et troisième mue, que le protoplasme des chenilles de ces Papillons se charge de pigment [1].

L'apparition du pigment ne se produit pas d'emblée. Ce n'est que progressivement que le cytoplasme, d'incolore qu'il était auparavant, devient teinté. Cette teinte va s'accentuant au fur

1. Les cérodécytes situés à la partie antérieure du corps de ces chenilles demeurent incolores à peu près jusqu'au moment de la métamorphose.

et à mesure que le protoplasme s'imprègne de plus en plus du pigment. L'imprégnation se fait d'une manière uniforme.

La production de grains pigmentés marque la seconde phase de l'évolution du pigment chez le cérodécyte. Ces grains sont de la même couleur que le pigment qui imprègne le protoplasme.

D'abord excessivement petites, les granulations pigmentaires augmentent peu à peu de volume, vont grandissant de plus en plus jusqu'à former les masses compactes que l'on trouve parfois dans ces cellules. Au début, les granulations sont situées dans tout le protoplasme, dans la suite elles se localisent de préférence à la périphérie de la cellule, tout contre l'ectoplasme qui, chez *Vanessa Io* et *urticæ*, n'en est jamais pénétré.

Les granulations périphériques ainsi formées ne sont plus à proprement parler des granulations, mais plutôt des amas de granulations. Ces amas, rarement arrondis, sont le plus souvent anguleux et de volume divers.

Chez certains cérodécytes riches en pigment, ces amas sont en quantité telle que, finissant par être contigus les uns aux autres, ils arrivent à former de véritables placards colorés qui ressemblent à d'énormes inclusions intra-cytoplasmiques.

Au fur et à mesure que les granulations pigmentées se forment, le cytoplasme du cérodécyte se décolore; au moment de la métamorphose de la chenille, les cérodécytes présentent ainsi un protoplasme à peu près entièrement incolore renfermant des masses anguleuses, brillantes au microscope, en même temps que fortement pigmentées.

Les cérodécytes imaginaux se chargent de pigment suivant le même processus que les cérodécytes larvaires; toutefois l'apparition du pigment est plus rapide, elle commence déjà soit au moment où le cérodécyte dérivant de la cellule hypodermique commence à augmenter de volume, soit seulement durant les derniers jours de la métamorphose.

Chez les larves et les imagos, les granulations pigmentées des cérodécytes n'aboutissent pas toujours à la formation de masses volumineuses; en outre, ces granulations peuvent demeurer libres et, sans s'agglomérer les unes aux autres, continuer chacune à augmenter de volume et à se charger de pigment,

(ouvrière d'*Apis mellifica* L., imago de *Timarcha coriaria* Fabr.).

D'autres fois, les granulations pigmentées au lieu de demeurer sphériques ou ovales, s'allongent considérablement, s'étirent pour ainsi dire et finissent par former des pseudo-cristaux pigmentés; ceux-ci sont notamment fréquents chez les imagos de *Cetonia aurata* L., et chez les larves et imagos de divers Orthoptères (*Decticus verrucivorus* L., *Ephippiger terrestris* Yers.).

Microchimie des granulations pigmentées des cérodécytes. — L'analyse chimique des granulations pigmentées des cérodécytes indique que ces dernières sont essentiellement composées de deux substances différentes :

1° Un pigment.

2° Un substratum constitué par des substances lipoïdes.

A. — Le pigment des cérodécytes.

Le pigment n'est pas le même chez tous les cérodécytes des Insectes; sa couleur et ses réactions chimiques varient souvent suivant les espèces considérées. Néanmoins un même pigment peut se rencontrer chez diverses espèces, bien que celles-ci appartiennent à des familles différentes.

La couleur la plus fréquente du pigment des cérodécytes est le jaune; les cérodécytes pigmentés en vert sont plus rares, ceux teintés en marron sont l'exception. On trouve chez les cérodécytes de quelques Orthoptères un pigment rouge; nous verrons que ce dernier n'est qu'une modification chimique d'un pigment initial jaune.

Il n'est pas rare enfin d'observer chez un Insecte des cérodécytes pigmentés en vert à un moment donné de son existence, alors que, à d'autres périodes de sa vie, ces mêmes cérodécytes seront pigmentés en jaune (Ex. : imago des ouvrières d'*Apis mellifica* L. de *Onthophagus vacca* L. (Coléoptère). Le même cas s'observe encore pour les pigments jaunes et marrons de divers Carabides, de *Feronia ruficollis* Marsh., par exemple.

Ces observations montrent combien sont modifiables les pigments des cérodécytes et l'on voit la difficulté qu'il y aurait à vouloir pour l'instant établir une classification de ces pigments en se basant uniquement sur leur coloration[1].

L'impossibilité qu'il y a d'isoler de façon exacte et à l'état de pureté le pigment des cérodécytes rend difficile, sinon impossible, l'étude de ce pigment au spectroscope; aussi n'ai-je pu recourir pour l'examen de ces pigments qu'à leurs réactions microchimiques.

Je n'ai d'ailleurs nullement l'intention de faire ici l'analyse complète des divers pigments des cérodécytes; mon but est de rechercher uniquement à quel groupe chimique certains d'entre eux doivent être rattachés.

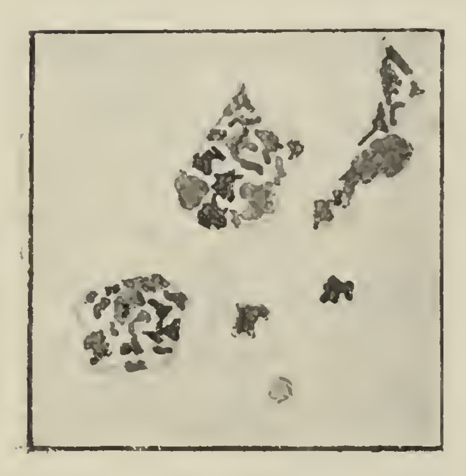


Fig. II. — Grains pigmentés de cérodécyte de chenille de *Vanessa urticæ* L., traités et colorés par la solution de iodure de potassium iodurée. × 1 080.

1° *Cérodécytes à pigment jaune.* — Les pigments jaunes des cérodécytes ne se comportent pas tous de la même manière vis-à-vis des réactifs microchimiques.

Chez un certain nombre d'Insectes (chenilles de *Vanessa urticæ* L., de *V. Io* L., imago de *Cetonia aurata* L., de *Oxythyrea stictica* L., etc.), le pigment jaune du cérodécyte se colore en bleu au contact de l'acide sulfurique concentré; il se colore également en bleu (Pl. III, fig. 34) en présence d'une solution aqueuse d'iodure de potassium iodurée (I, 1 gr.; KI 2 gr., H^2O, 100 cm^3); on n'obtient aucune coloration par l'emploi de l'iodure de potassium seul en solution aqueuse.

La coloration bleue que prend le pigment au contact de la solution iodo-iodurée est peu marquée lorsque le pigment imprègne tout le cytoplasme; elle se manifeste au contraire nettement vis-à-vis des masses pigmentées des cérodécytes, tels que ceux des chenilles de *Vanessa Io* et *urticæ* avant la méta-

1. Ainsi s'expliquent les indications différentes que l'on relève dans la bibliographie quant à la couleur du pigment des « œnocytes »; pour ne citer qu'un exemple, je rappellerai que **Graber** (1891) dit que le pigment des « œnocytes » des Abeilles est vert, alors que **Koschevnikov** (1900) prétend qu'il est jaune.

morphose, — sans doute parce que le pigment y est en plus grande quantité. Cette coloration bleue tend à disparaître en chauffant, mais ne réapparaît pas par refroidissement, comme le ferait une substance amylacée.

Avec l'emploi de l'acide azotique chargé de vapeurs nitreuses, on obtient toute la gamme des couleurs que donne la réaction de Gmelin[1].

Ce pigment est soluble dans les solvants généraux des corps gras, très soluble dans l'éther sulfurique et dans le sulfure de carbone, moins soluble dans le chloroforme, il est insoluble dans l'alcool éthylique à 95° et dans l'acétone. Il est entraîné par les dissolvants en même temps que la substance lipoïde qui le dissout.

C'est un lipochrome qui présente toutes les réactions de la zoonérythrine dont j'ai déjà indiqué (1906-1909) la présence dans le sang de quelques Insectes, lipochrome que l'on peut ranger avec **Toblex** (1912) et **P. Schulze** (1913) dans le groupe des « carotinoïdes[2] ».

Chez les Vanesses, ce carotinoïde est le même que celui qui teint la graisse de leurs cellules adipeuses en jaune; en d'autres termes, cérodécytes et cellules adipeuses sont colorés par le même pigment.

Chez d'autres Insectes, tels que les imagos des Coléoptères *Aphodius fimetarius* Latr. (imago) et *Geotrupes stercorarius* Latr. (imago), des Diptères *Scatophaga stercoraria* L. et *S. merdaria* Fabr., *Musca domestica* L., des Orthoptères *Ephippiger terrestris* Yers., *Decticus verrucivorus* L., des Hyménoptères *Apis mellifica* L., *Bombus hortorum* L., etc., le pigment jaune des cérodécytes ne bleuit pas au contact de l'acide sulfurique, mais brunit fortement; avec la solution iodo-iodurée ces pigments ne bleuissent pas. Ils s'écartent donc nettement de ceux précédemment étudiés (*Vanessa*, *Cetonia*, *Oxythyrea*).

1. J'ai déjà étudié la réaction de Gmelin vis-à-vis des pigments du sang des Insectes, et en ai alors indiqué les raisons. (Cf. **Hollande**, 1906-1909.)

2. Dans son intéressant mémoire intitulé « Studien über tierische Körper der Carotingruppe, I, *Insecta* », les cellules que **P. Schulze** (1913) indique comme chargées de pigment appartenant au groupe des carotinoïdes, et qui se trouvent localisées entre les cellules adipeuses chez *Harmonia margino-punctata* Schneid. (Pl. II, fig. 12), doivent être, à mon avis, assimilés anx anciens « œnocytes » des auteurs.

Le pigment des cérodécytes de *Geotrupes stercorarius* Latr. mérite une mention spéciale; tout en brunissant au contact de l'acide sulfurique, il se colore en présence de l'acide azotique d'abord en vert, puis en bleu, et successivement en violet, en rose et finalement en marron; au contact de la solution iodo-iodurée, il brunit fortement et tend à devenir noir bleuté.

Chez un grand nombre d'Orthoptères, le pigment des cérodécytes offre une particularité intéressante à signaler. C'est ainsi que les cérodécytes de *Decticus verrucivorus* L. et de *Ephippiger terrestris* Yers. renferment des granulations colorées tantôt en jaune ocre, tantôt en marron ou rouge. Nous avons vu que l'acide sulfurique brunit ce pigment, et que la solution iodo-iodurée est au contraire sans action. L'acide chlorhydrique et l'acide acétique le détruisent sans changement de couleur.

Quand on place entre lame et lamelle quelques cérodécytes de ces derniers Insectes, on constate au microscope qu'au début leurs grains colorés sont presque tous teintés en jaune, alors qu'un très petit nombre d'entre eux sont franchement rouges, et plusieurs autres marrons. En examinant dans la suite cette même préparation à intervalles réguliers, on constate que lentement les grains jaunes deviennent rouges; cette transformation du pigment jaune en pigment rouge s'obtient plus rapidement si l'on chauffe légèrement.

Ce pigment n'appartient pas en propre aux cérodécytes; on le retrouve non seulement dans les cellules hypodermiques de ces Orthoptères, mais encore — et là en grande quantité — dans les cellules des trachées, où il se présente sous l'aspect de grains arrondis plus ou moins gros, diversement colorés en jaune, marron ou rouge; la couleur jaune étant de beaucoup prépondérante sur les autres. Notons que dans l'expérience ci-dessus mentionnée, le pigment jaune des cellules à trachées se comporte comme celui des cérodécytes et se colore en rouge. Remarquons enfin que ce pigment rappelle la parenté d'origine qui existe entre les cérodécytes, les cellules des trachées et les cellules tégumentaires.

2° *Cérodécytes à pigments jaune et vert.* — Ces cérodécytes ne se rencontrent que chez quelques Insectes, et en particulier chez

Apis mellifica L. (ouvrières), *Onthophagus vacca* L. et *Cionus olens* Fabr. (imago : Coléoptères).

Il ne m'a pas été possible de déterminer les raisons pour lesquelles le pigment était tantôt jaune tantôt vert.

Qu'ils soient verts ou jaunes, ces pigments présentent les mêmes réactions vis-à-vis des réactifs employés; au contact de SO^4H^2, ils brunissent et ne se colorent pas en bleu; la solution iodo-iodurée ne modifie pas leur teinte.

Le pigment figuré de l'*Onthophagus vacca* L., a retenu plus spécialement mon attention. Traité par SO^4H^2, il brunit tout d'abord, mais bientôt se colore fortement en vert; le protoplasme en même temps se colore en rose rouge; finalement le pigment se dissout dans l'acide sulfurique.

La réaction colorante du protoplasme ne se produit pas avec les autres cellules; elle ne se manifeste pas si le cérodécyte est privé de tout pigment comme cela s'observe parfois.

Il est assez difficile de dire si la coloration rose du protoplasme obtenue au contact de l'acide sulfurique est due au pigment, ou si elle se manifeste par suite de la présence possible — en même temps que le pigment — de sucre ou de furfurol dans le protoplasme du cérodécyte, l'acide sulfurique pouvant donner dans ces conditions une coloration rose[1] avec les matières albuminoïdes; ou bien encore si la coloration est due à la présence d'une cholestérine[2].

Je ne puis me prononcer à ce sujet; j'ajouterai pourtant que la recherche du sucre par formation d'osazones cristallisées suivant le procédé indiqué par **Sent**[3] (1902), ne se produit pas, même quand l'on traite au préalable les cérodécytes par l'acide chlorhydrique étendu et porté au B-M.

L'acide azotique au contact du pigment de l'*Onthophagus vacca* fournit successivement les teintes verte, bleue, violette, jaune et rouge.

1. On obtient également chez l'imago de *Geotrupes stercorarius* Latr. une coloration rose du protoplasme des cérodécytes au contact d'un mélange de SO^4H^2 + saccharose; cette coloration qui, par suite de matières albuminoïdes, n'implique nullement la présence d'acides biliaires (réaction de Pettenkofer) n'est pas spéciale aux cérodécytes et se produit avec toutes les cellules.

2. Il ne s'agit pas ici d'acides biliaires, Cf. **Hollande**, 1906.

3. **Sent**, 1902, *Chemisch. Centralbl.*, Bd. II, p. 663.

L'acide chlorhydrique modifie légèrement la couleur primitive, jaune ou verte du pigment en jaune grisâtre.

Les bases alcalines sont sans action colorante sur ce pigment qu'elles dissolvent plus ou moins rapidement[1].

3° *Cérodécytes à pigment vert.* — De tels cérodécytes existent chez les imagos de *Timarcha tenebricosa* Fabr. et *T. coriaria* Fabr.

Le pigment vert de ces cérodécytes diffère de celui de la graisse des cellules adipeuses qui est jaune ou rouge; il brunit au contact de l'acide sulfurique avec tendance à rougir; l'acide azotique le brunit simplement, sans donner de coloration verte ou bleue. Dans l'acide chlorhydrique ou l'acide acétique, il disparaît plus ou moins lentement sans réaction colorante.

Ce pigment est également soluble dans la soude sans modification de la teinte.

4° *Cérodécytes à pigment brun.* — J'ai rencontré ce pigment dans les cérodécytes de quelques Carabides, et en particulier dans ceux des *Feronia.* Chez ces Insectes, le pigment brun est d'ailleurs souvent remplacé par un pigment jaune. Ces pigments se distinguent par leur non solubilité dans l'éther, le chloroforme et le xylol, ainsi que par leur grande résistance aux acides SO^4H^2, AzO^3H et HCl.

De tels pigments existent sans doute chez d'autres Insectes, et ce sont eux, bien probablement, qui persistent chez les cérodécytes après le montage des préparations au baume de Canada-xylol, exception faite des pièces fixées aux composés chromés.

En résumé, les pigments des cérodécytes des Insectes, malgré parfois la similitude apparente de la teinte, ne se comportent pas de la même façon vis-à-vis des réactifs.

Le pigment n'appartient pas toujours en propre au cérodécyte, le même pigment pouvant exister dans le cérodécyte et la graisse des cellules adipeuses; en ce cas, le pigment est constitué par un lipochrome qui fait partie du groupe des caroti-noïdes.

1. Cette dissolution du pigment en présence des alcalis se manifeste également pour le pigment jaune appartenant au groupe des carotinoïdes.

B. — La substance lipoïde des grains pigmentés des cérodécytes.

Le pigment des grains figurés est dissous dans une substance hyaline et fortement réfringente; celle-ci devient visible lorsque l'on traite les cérodécytes par une solution aqueuse très étendue de potasse caustique; au contact de ce liquide, le pigment est le premier dissous et laisse voir, durant quelque temps, la substance qui lui servait de substratum; celle-ci bientôt se dissout à son tour. Ce substratum est d'ailleurs souvent fort difficile à percevoir, la dissolution se faisant pour ainsi dire presque en même temps que celle du pigment.

La substance qui forme le substratum est lentement soluble dans les acides sulfurique, azotique et chlorhydrique; elle est très soluble dans l'acide acétique, les solutions aqueuses de potasse ou de soude (50 p. 100), et dans l'ammoniaque; insoluble dans l'acétone, elle est peu ou pas soluble dans l'alcool éthylique à 96°; elle est au contraire soluble dans l'éther sulfurique, mais difficilement soluble dans le chloroforme[1].

Dans certains cas, comme chez les ouvrières d'*Apis mellifica* L., elle paraît même soluble dans l'eau distillée.

Le tétraoxyde d'osmium est en général sans action sur elle; toutefois chez les cérodécytes des imagos de *Timarcha tenebricosa* Fabr., et *T. coriaria* Fabr., ainsi que chez ceux de *Cionus olens* Fabr. (Coléoptères) le substratum des grains pigmentés réduit facilement l'oxyde d'osmium et se colore fortement en noir; probablement il existe en ce cas un composé renfermant de l'oléine.

Comme on le voit, ces quelques réactions, souvent gênées par la présence du pigment, permettent difficilement d'identifier la substance en laquelle s'accumule le pigment du cérodécyte. Cette dernière possède néanmoins des caractères histochimiques suffisant pour en faire une substance lipoïde, au sens de Ivar Bang (1911). Sa grande solubilité dans les acides et les alcalis,

1. Il est facile d'étudier ce substratum chez les cérodécytes incolores, ceux de *Vanessa urticæ* par exemple.

en même temps que dans les solvants des graisses, sa colorabilité en certains cas par un lipochrome nettement caractérisé permettent tout au plus de présumer que cette substance lipoïde peut être constituée en majeure partie par des *savons*.

C. — Étude physiologique des pigments.

Koschevnikov (1900) a remarqué que les « œnocytes » des Abeilles, — et en particulier ceux des reines d'Abeilles — étaient d'autant plus chargés de pigment qu'ils étaient plus âgés; la formation des grains pigmentés seraient pour cet auteur en corrélation avec l'âge de l'Insecte.

Sémichon (1906) chez les Mellifères solitaires relate également la présence des grains de pigments dans les œnocytes: ces grains pouvant se former en dehors de toute alimentation seraient des produits excrétés par « l'œnocyte ».

Contrairement aux opinions émises par **Koschevnikov** et **Sémichon**, nous allons voir que la présence des grains pigmentés ne peut pas servir à indiquer l'âge de l'Insecte, et que ces grains ne doivent pas non plus être considérés comme produits d'excrétion.

En effet le dépôt des grains dans le protoplasme du cérodécyte est en raison inverse du fonctionnement du cérodécyte, ce fonctionnement paraissant lié à l'alimentation de l'Insecte.

Lorsque l'animal est bien nourri, lorsqu'il mange avec avidité, les grains pigmentés n'apparaissent pas dans les cérodécytes ou tout au moins ne se montrent qu'isolément; au contraire dès que l'animal cesse de manger ou lorsque sa voracité commence à diminuer, les grains pigmentés font leur apparition, le jeûne non seulement favorise, mais encore active leur production; la privation d'eau aboutit aux mêmes résultats.

Chez les larves, la formation des grains pigmentaires est surtout abondante à l'approche de la métamorphose, à partir du moment où la voracité de la larve commence à diminuer, au moment où les larves vont se métamorphoser, l'accumulation de ces grains atteint son maximum; chez les imagos, ces grains se

forment très rapidement, surtout chez ceux qui ne prennent pas de nourriture.

Lorsque l'on soumet à un jeûne prolongé de jeunes chenilles (3e ou 4e mue) de *Vanessa Io* ou de *Vanessa urticæ*, on constate qu'au bout de quelques jours (dix environ) les cérodécytes qui, au début de l'expérience étaient à peine teintés en jaune, sont devenus le siège de dépôts importants de grains pigmentés; on remarque en outre que le volume de ces cérodécytes a souvent diminué près de moitié [1].

Alors que la solution iodo-iodurée ne colorait pas en bleu au début le pigment qui imprégnait le cytoplasme du cérodécyte, cette solution détermine après le jeûne des chenilles une coloration intense des grains pigmentés. Le jeûne prolongé a donc permis au cérodécyte de former les mêmes grains pigmentés que ceux qu'il renferme au moment de la métamorphose.

Si au lieu de prolonger le jeûne plusieurs jours, on ne le fait durer que jusqu'à l'apparition d'un petit nombre de grains de pigment, et si l'on met alors, à nouveau, les chenilles en présence d'une nourriture abondante et dans une atmosphère humide, on constate une huitaine de jours après, en sacrifiant quelques-unes des chenilles mises en expérience, que leurs cérodécytes ont, non seulement augmenté fortement de volume, mais que le dépôt des grains pigmentés résultant du jeûne antérieur est à peu près totalement disparu. Si donc le jeûne facilite la formation des grains pigmentés, une nourriture abondante les fait disparaître; ceci revient à dire que lorsque l'œnocyte fonctionne activement, le pigment ne se dépose pas sous la forme de grains figurés, lorsque, au contraire, l'œnocyte s'arrête, cesse de fonctionner, le dépôt des grains s'établit; il va sans dire que, chez les cérodécytes d'une larve âgée, l'aptitude physiologique au travail sera moindre pour les cérodécytes comme pour les autres cellules, et que partant le dépôt des grains se fera plus facilement dans ces éléments.

Considérant les données fournies par l'action du jeûne expérimental sur les cérodécytes, j'ai recherché ce qu'il advenait des

1. Cette diminution de volume avec production abondante de grains pigmentés s'observe également au début des métamorphoses (Pl. III, fig. 29).

cérodécytes des Insectes hibernants. Ceux-ci, de par leurs mœurs, présentaient à l'état normal, toutes les conditions requises d'un jeûne prolongé.

Les chenilles d'*Arctia flava* Fuessl., de *Bombyx rubi* L., les larves de divers Carabides, que l'on trouve cachées sous les pierres durant tout l'hiver, constituaient autant de types à examiner.

Dans le mois de février, avant que ces Insectes aient pu quitter leur demeure d'hiver, les cérodécytes de ces animaux sont tous chargés de grains de pigment; en même temps, on remarque que leur intestin ne renferme aucun aliment récemment ingéré. Durant le mois d'avril, les cérodécytes de ces Insectes sont, au contraire, pour la plupart privés de grains pigmentés; on constate en même temps que l'intestin est au contraire rempli d'aliments fraîchement ingérés. L'observation aboutit donc ici aux mêmes résultats que ceux apportés par l'expérimentation du jeûne prolongé; les grains pigmentés s'accumulent pendant l'hiver dans les cérodécytes, ils disparaissent au printemps après absorption d'aliments.

Dans l'observation suivante, on verra combien peut être grande l'action de la nourriture sur les cérodécytes.

Ayant capturé dans les Alpes, durant les jours de froid du mois de septembre 1912, deux imagos de *Cetonia aurata* demeurées blotties dans des fleurs de Chardon, je coupais au moyen de ciseaux le bord latéral de un ou deux segments abdominaux à chacun de ces Insectes, et j'examinais au microscope les cérodécytes restés adhérents aux téguments; ces cérodécytes étaient chargés de grains pigmentés jaunes; les deux Cétoines furent alors placées dans une boîte de Pétri où se trouvaient déjà quelques Noctuelles et des Harpies du Saule.

Le surlendemain, voulant effectuer quelques réactions microchimiques sur les cérodécytes de *Cetonia aurata*, je m'aperçus, en prenant ces Insectes, qu'ils avaient dévorés les Noctuelles et étaient en train de manger une Harpie. Ce fait n'aurait certes pas mérité d'être mentionné ici, si je n'avais observé à la suite du repas, de profondes modifications dans les cérodécytes des Cétoines; ceux-ci, au lieu d'être chargés comme préalablement

de granulations jaunes (Pl. I, fig. 11 et 13), en étaient à peu près totalement dépourvus; les cérodécytes présentaient en revanche un protoplasme incolore chargé de fines granulations incolores, très réfringentes, apparaissant comme de nombreux grains de sécrétion (Pl. I, fig. 12). Ainsi un repas copieux, riche en graisse, avait fait disparaître les grains pigmentés des cérodécytes des Cétoines. Quant à la formation des petits grains incolores et fortement hyalins, nous verrons plus tard la signification qu'on doit leur attribuer (p. 43, chap. Sécrétion).

De ces diverses observations, il résulte que le dépôt des grains pigmentés qui s'observent chez les cérodécytes des Insectes, apparaît comme un indice de l'arrêt dans le fonctionnement de la cellule; c'est, un produit propre au cérodécyte même et non pas un produit d'excrétion, extrait de l'organisme de l'Insecte, comme le pensait **Sémichon**. Lorsque le cérodécyte commence à se développer, les grains pigmentés n'existent pas, à la fin de la vie larvaire ou imaginale, ce même cérodécyte en est, au contraire, rempli : la cellule cessant de fonctionner. Le jeûne et le manque d'eau au cours de la vie de l'animal amènent la formation des grains pigmentés; une nourriture surabondante très riche en eau les fait disparaître. Il n'est donc pas justifié de dire, avec **Koschevnikov** que la présence des grains pigmentés dans le cytoplasme des cérodécytes et leur plus ou moins grande abondance peut servir à indiquer l'âge des Insectes.

D. — Origine des pigments des cérodécytes.

Il est malaisé d'établir l'origine du pigment des cérodécytes. Deux questions se posent : le pigment est-il une production du cérodécyte, ou arrive-t-il dans le sang par voie digestive, pour être ensuite absorbé par le cérodécyte? En d'autres termes, le pigment est-il une production propre à l'animal ou provient-il de sa nourriture?

L'observation montre que le plus souvent le cérodécyte est chargé de pigment lorsque les cellules adipeuses voisines présentent elles-mêmes des gouttelettes de graisse colorées. Ainsi,

chez les chenilles des *Vanessa Io* et *urticæ*, âgées de cinq mues environ, les cérodécytes de la partie postérieure de l'abdomen qui sont en contact avec les cellules adipeuses teintées en jaune, sont fortement colorés en jaune par le même pigment, alors que les cérodécytes de la portion antérieure du corps, qui se trouvent aux alentours des cellules adipeuses incolores, sont incolores. Notons en même temps que les cérodécytes colorés sont — tout comme les cellules adipeuses — beaucoup plus volumineux que ceux qui sont privés de pigment.

Une corrélation étroite existe donc entre la pigmentation des cérodécytes et celle des cellules adipeuses; il en est de même du volume de ces éléments.

La coloration des cellules adipeuses et des cérodécytes des chenilles de *Vanessa* précitées est plus intense aux alentours de l'intestin moyen que partout ailleurs; ceci fait présumer que le pigment provient de la nourriture de l'Insecte, d'autant plus que ce pigment appartient, comme nous le savons maintenant, au groupe des carotinoïdes si répandus dans le monde végétal; au fur et à mesure de son arrivée dans le sang, c'est-à-dire après avoir passé au travers des cellules de l'intestin moyen, le pigment végétal soit modifié, soit tel quel serait absorbé par les cellules adipeuses et les cérodécytes, et se dissolverait dans les graisses et les substances lipoïdes de ces cellules qui apparaîtraient ainsi d'autant plus colorées qu'elles se seraient davantage chargées de pigment.

Le passage d'un pigment végétal dans une cellule animale n'a d'ailleurs rien qui puisse surprendre; j'ai moi-même signalé tout récemment (1913) le passage de l'anthocyane des poils staminaux du *Verbascum nigrum* au travers du tube digestif de la larve d'un Charançon, le *Cionus olens*, et sa localisation sur les pseudonucléi de ses cellules adipeuses.

Chez *Anthophora pilipes*, **Sémichon** (1906) a également indiqué que certains individus ♂ ou ♀ avalent un pollen orangé. « Leur tube digestif, dit-il, contient alors des débris alimentaires rouge brique et leur corps adipeux une graisse jaune doré dont la couleur est sans doute due à un lipochrome provenant du pollen absorbé. Certains individus à graisse incolore n'ont ni débris

alimentaires rouge brique, ni pollen orangé dans leur jabot » (*loc. cit.*, p. 394).

Lorsque l'on nourrit un Insecte avec des aliments mélangés d'un colorant d'aniline soluble dans les corps gras, tel que le Sudan III, on constate que ce dernier se comporte comme le lipochrome. Si en effet, on traite de la sorte des larves de *Lampyrus noctiluca* ou d'*Aphodius fossor*, dont les cérodécytes et la graisse des cellules adipeuses sont incolores, on voit que les premières cellules adipeuses, qui absorbent le Sudan III arrivé dans le sang, sont celles qui sont le plus proches de l'intestin moyen; quant aux cérodécytes situés à leurs alentours, ils se colorent en jaune pâle[1].

Quand l'on remplace le Sudan III par un autre colorant, tel que le Neutralroth, on observe encore que l'absorption[2] du colorant se fait d'abord par les cérodécytes et les cellules adipeuses qui entourent l'intestin moyen.

L'expérimentation avec des colorants d'aniline aboutit donc à des résultats identiques à ceux que l'on constate avec les pigments végétaux, tels que l'anthocyane.

Tous ces faits plaident en faveur de l'origine alimentaire du pigment des cérodécytes des Insectes. Il est néanmoins difficile d'étendre cette notion à tous les cérodécytes des Insectes, car, chez certains d'entre eux, le pigment étant encore inconnu au point de vue chimique, leur origine devient, pour l'instant, par cela même impossible à établir.

Rôle physiologique du pigment des cérodécytes. — Le rôle physiologique que peut remplir le pigment des cérodécytes chez les Insectes ne présente qu'un intérêt secondaire dans cette étude, et ne doit pas être confondu avec la physiologie même du cérodécyte. Il ne faut pas oublier en effet qu'il existe des cérodécytes incolores, à côté des cérodécytes colorés. La nature chimique du pigment de quelques cérodécytes nous a appris que ces cellules renfermaient des substances lipoïdes qui, tout

1. Le Sudan III colore ainsi certains lipoïdes (éthers de palmitate), Fauré-Fremiet, Mayer et Schæffer, p. 60, 1910.

2. Le colorant se localise dans les grains pigmentaires figurés des cérodécytes, et dans les grains brillants situés entre les gouttes de graisse des cellules adipeuses. Il ne s'agit pas là de phénomènes d'excrétion comme nous le verrons plus loin.

comme la graisse des cellules adipeuses, pouvait dissoudre le lipochrome considéré.

Dans ces cas, l'étude du pigment des cérodécytes se ramène donc à celle de la graisse des cellules adipeuses; il n'y a pas lieu d'y insister ici, je rappelerai seulement que l'on attribue à ces pigments un rôle « optique sensibilisateur » pour employer l'expression de **P. Schulze** (1913), autrement dit que la cellule qui les renferme retient davantage la chaleur ; ce serait en même temps, d'après le même auteur, des substances de réserve.

III. — AMŒBOISME, LYOCYTOSE ET PHAGOCYTOSE

Contrairement aux indications fournies par **Berlese** et quelques auteurs, il m'a été impossible d'observer *in vivo* des mouvements amœboïdes chez les cérodécytes des Insectes. Très déformables souvent, par suite de leur accumulation considérable de produits fluides et hyalins, les cérodécytes peuvent prendre les formes les plus diverses. Jamais je n'ai vu pourtant de pseudopodes ou de lobopodes vrais, jamais non plus je n'ai constaté de déplacements des particules intracytoplasmiques, ainsi que cela se voit si nettement dans la plupart des cellules amœboïdes, comme chez les leucocytes vivants de l'Homme par exemple.

Je pense que les cérodécytes sont déprimés dans le corps de l'Insecte par le courant sanguin et non à la suite de leurs propres mouvements. C'est à une conclusion voisine qu'arrive également **Sémichon** (1906) qui s'exprime en ces termes (p. 328) : « Je me demande si la seule raison qui les (mouvements amœboïdes) leur a fait attribuer, n'est pas la diversité de leurs formes sur les coupes, diversité qui ne prouve rien et peut être d'ailleurs due à la compression exercée par les cellules adipeuses voisines ou à la rétraction de l'œnocyte lui-même au contact d'un fixateur. »

Anglas (1900) a fait jouer un rôle important aux cérodécytes durant les phénomènes de la métamorphose [1].

1. Remarquons à ce sujet qu'**Anglas**, de même que **Berlese** et beaucoup

Les cérodécytes sécréteraient des produits qui se répandraient hors de la cellule et agiraient sur les cellules adipeuses en particulier, pour les dissoudre ou les faire dégénérer. Je ne puis m'associer à ce sujet qu'à **Sémichon** qui dit que « la cellule adipeuse située autour des cérodécytes ne présente, pas plus d'altération que celles qui environnent les cellules à urates... pas d'action digestive de contact. Quant à l'action lyocytaire à distance, elle échappe à une vérification positive et reste nécessairement problématique. »

Les cérodécytes ne sont pas des éléments phagocytaires. Ayant maintes fois injecté à des Insectes du carmin en poudre, ou de l'encre de Chine, dans aucun cas je n'ai vu des particules de carmin ou d'encre de Chine dans le protoplasme des cérodécytes. Les auteurs sont d'ailleurs d'accord à ce sujet. **Pérez** (1911) pourtant signale un cas chez les Vespides où il aurait vu des substances étrangères à « l'œnocyte » dans l'intérieur du protoplasme; voici ce que dit, du reste, cet auteur (page 58) : « Il m'a même paru que parfois des globules albuminoïdes empruntés à la cellule grasse se trouveraient à l'intérieur des œnocytes; mais c'est là assurément un fait exceptionnel, et, d'une manière générale, ces éléments ne fonctionnent point comme phagocytes. »

Pérez ne se base pour indiquer l'origine des globules albuminoïdes situés à l'intérieur de ses œnocytes que sur la coloration de ces globules dans les coupes histologiques; l'auteur n'est d'ailleurs pas certain de cette origine; rien ne prouve donc en ce cas qu'il s'agisse nettement d'éléments étrangers aux cérodécytes.

IV. — RESPIRATION, EXCRÉTION OU SÉCRÉTION

Nous avons vu au début de ce mémoire que, malgré les nombreuses recherches entreprises par les auteurs, les fonctions des

d'autres auteurs, n'envisageant les « œnocytes » que chez les larves, leur attribue un rôle important dans la métamorphose; si cela était, on se demanderait de suite quelle serait la raison d'être des « œnocytes » chez les imagos de ces larves. Cette seule constatation suffirait à écarter les opinions émises par ces auteurs.

cérodécytes des Insectes demeuraient actuellement inconnues.

Considérés en premier lieu par Landois (1865) comme cellules jouant un rôle important dans la respiration, les cérodécytes furent regardés plus tard, par la majorité des auteurs, soit comme organes excréteurs, soit comme éléments glandulaires.

J'examinerai successivement chacun de ces cas.

A. — Les cérodécytes et la respiration.

On voit généralement à la surface des cérodécytes des Insectes un grand nombre de fines trachées. Ces trachées pénètrent-elles dans le cytoplasme du cérodécyte, ainsi que l'a vu Prenant (1899) chez les cellules trachéales des larves d'Œstres (*Gastrophilus equi*)? Autrement dit, les cérodécytes sont-ils le lieu où s'effectuent les échanges gazeux du corps de l'animal?

Dans un cas, chez les cérodécytes de la larve du *Cionus olens* Fabr. (Coléoptère) (Pl. IV, fig. 43), il m'a été possible d'observer nettement la pénétration des trachées dans le protoplasme de ces cellules, ainsi que leurs terminaisons intracytoplasmiques. Les caractères histologiques du noyau et du protoplasme de ces cellules, en tous points comparables aux cérodécytes des autres Insectes, ne permettent pas de confondre ces éléments avec des cellules trachéales, du type de celles décrites par Prenant, et désignées parfois du nom de *corps œnocytiques*.

Je n'ai pu observer que ce seul cas de pénétration intracytoplasmique des trachées dans le cérodécyte; de cette unique observation, il ne m'est donc pas permis de présumer qu'il en est ainsi chez les autres cérodécytes.

Si l'on ne peut homologuer les cérodécytes à des cellules trachéales, l'existence des nombreuses trachées qui se ramifient à leur surface est néanmoins la preuve que ces cellules ont un grand besoin d'oxygène, et qu'elles sont assurément, — tout comme les cellules adipeuses, — le siège d'oxydations importantes.

Ayant essayé de reproduire, sur les chenilles de *Vanessa Io* et *urticæ*, les expériences de **Joanny Martin** (1893) en leur injectant de l'indigo blanc ou une solution aqueuse de bleu de méthylène traitée par de la poudre de zinc, je n'ai pu obtenir la coloration bleue du protoplasme des cérodécytes.

L'augmentation de la teneur en oxygène ou en gaz carbonique de l'air inspiré par ces mêmes chenilles ne paraît pas avoir d'influence immédiate sur les cérodécytes.

Dans le but d'empêcher les échanges gazeux dans une partie du corps des chenilles de ces Vanesses, et afin de pouvoir comparer chez le même Insecte l'effet produit sur les cérodécytes par l'asphyxie, j'ai ligaturé, au moyen de fils de soie, le milieu du corps de plusieurs chenilles. J'ai ensuite plongé dans l'huile d'olive soit la partie antérieure soit la partie postérieure du corps de l'Insecte; au bout de cinq à six heures, les chenilles étant restées vivantes, j'examinai comparativement les cérodécytes situés dans les deux parties du corps; malgré un examen attentif des cérodécytes de plusieurs de ces chenilles ainsi traitées, il m'a été impossible de constater la moindre différence entre eux, qu'ils soient situés au-dessus ou en dessous de la ligature; que la partie supérieure ou la partie inférieure du corps eût été plongée dans l'huile ou non, les cérodécytes n'avaient subi aucune modification.

Ayant, dans les mêmes conditions d'expérience que précédemment, remplacé l'air par une atmosphère d'oxygène ou de gaz carbonique, je n'ai pu constater encore de changement appréciable dans ces cellules, tant que l'animal demeurait vivant.

De ces diverses expériences, il s'ensuit donc que, chez les chenilles de *Vanessa Io*, les cérodécytes ne paraissent pas jouer un rôle direct dans la respiration [1].

1. On verra pourtant que certains cérodécytes — comme c'est précisément le cas de ceux des chenilles de *Vanessa Io* et *urticæ* — peuvent être colorés naturellement par un pigment lipochrome facilement oxydable; ce pigment n'ayant pas été modifié d'une manière apparente par l'action du gaz carbonique ou de l'oxygène inspiré, il est probable que les oxydations, dont il peut être le siège, restent étroitement liées aux phénomènes internes propres à la cellule.

B. — Les cérodécytes et l'excrétion.

Les cérodécytes des Insectes sont-ils des éléments excréteurs? Nous avons vu que **Berlese** (1902) et d'autres auteurs les considéraient comme tels ; les cérodécytes fonctionneraient comme des cellules urinaires, se chargeant d'urates au moment où, durant la période des métamorphoses, l'activité des tubes de Malpighi serait nulle. Les cérodécytes seraient alors pourvus de mouvements amœboïdes et s'infiltreraient entre les cellules adipeuses pour enlever les produits de désassimilation et se charger d'urates [1].

En admettant, pour l'instant, comme bien fondée l'hypothèse de **Berlese**, on est en droit de se demander à quoi servent en ce cas les cérodécytes imaginaux, l'Insecte n'ayant plus à subir de métamorphose, l'imago ne devrait plus avoir de cérodécytes. En outre, il n'est pas absolument certain que les cellules que **Berlese** dénomme « œnocytes » ne soient pas des cellules à urates; cet auteur hésite d'ailleurs lui-même dans certains cas à se prononcer à ce sujet [2].

Rössig (1904), de même que **Berlese**, attribue aux « œnocytes » une fonction d'excrétion. Chez *Andriscus Malpighii*, **Rössig** a même observé des cérodécytes chargés de cristaux d'urates. Il existe bien dans les cérodécytes des cristaux [3], ainsi que le dit **Rössig**, mais nous verrons, dans la suite, que les caractères microchimiques de ces cristaux ne permettent pas de les considérer comme des urates, ni comme des dérivés de bases puriques. Quant aux cristaux signalés et figurés par **Rössig**, ils ne sont probablement que le résultat d'artefact dû à l'emploi du sublimé.

Koschevnikov (1900), **Sémichon** (1906) et quelques autres

1. **Berlese**, cité d'après **Henneguy** in *Les Insectes*, Paris (1914).

2. **Weissenberg** (1907), en étudiant les cérodécytes du *Torymus nigricornis* Boh., s'élève contre l'opinion de **Berlese**, et dit qu'il n'y a pas d'urates dans les cérodécytes.

3. Je remercie ici M. le Prof. **Cuénot**, d'avoir bien voulu, au début de ces recherches, attirer mon attention sur la présence de ces cristaux dans les cérodécytes.

auteurs, se basant sur la présence dans le cytoplasme des cérodécytes de grains pigmentés, considèrent ces grains comme produits d'excrétion.

Pour **Koschevnikov**, les grains pigmentés des « œnocytes » des reines d'Abeilles sont de plus en plus nombreux, au fur et à mesure que l'Insecte vieillit; une reine de quatre ans par exemple aura ses « œnocytes » plus chargés en grains pigmentés qu'une reine de deux ans.

Sémichon mentionne de même que, chez quelques Mellifères solitaires (Hyménoptères) à mesure que « l'animal avance en âge, les œnocytes se chargent de granulations plus grosses dont certaines sont des particules réfringentes, d'aspect cristallin, colorées en jaune, vert ou brun[1] ».

Sémichon ajoute que chez les adultes immatures de divers Mellifères solitaires élevés dans les tubes de verre, les « œnocytes » se chargent de grains pigmentaires[2], alors que les cérodécytes des adultes immatures, restés dans leur loge naturelle, sont presque toujours privés de pigment. « Dans ces conditions, dit **Sémichon**, les grains pigmentaires sont peut-être en rapport avec l'augmentation de l'activité (encore bien restreinte). Quoi qu'il en soit, ces animaux étant soumis au jeûne absolu, il est *démontré* que ces grains de pigment peuvent ne pas être de provenance alimentaire. Et c'est une *raison pour les regarder comme des produits d'excrétion*[3]. » Cette dernière conclusion de **Sémichon** est inexacte.

J'ai montré, en effet, antérieurement (p. 27) comment prenaient naissance les grains pigmentés des cérodécytes, quelle était leur nature chimique (carotinoïde) et leur homologation possible avec les pigments contenus dans les aliments absorbés.

On a vu également dans quelles conditions se formaient ces grains et de quelle manière on pouvait expérimentalement les

1. *Loc. cit.*, p. 398.
2. Il s'agit probablement ici d'une déshydratation plus rapide de l'animal que dans le cas des Mellifères demeurés dans leur cellule; on a vu que le jeûne et le manque d'eau amenaient rapidement la formation de ces grains pigmentés dans les cérodécytes des Insectes (voir p. 25).
3. *Loc. cit.*, p. 399.

produire à volonté. On sait donc actuellement que les grains pigmentés des cérodécytes sont des produits propres à la vie même de ces cellules et que, partant, ils ne peuvent être considérés à proprement parler comme produits d'excrétion de l'organisme tout entier de l'animal, c'est-à-dire comme produits se trouvant dans le sang de l'Insecte et éliminés de ce sang par les cérodécytes pour être accumulés dans leur protoplasme.

D'autres auteurs enfin font encore des cérodécytes des organes d'excrétion, basant, cette fois-ci, leur opinion sur le fait que ces cellules absorbent les couleurs d'aniline lorsque ces couleurs sont ingérées avec la nourriture par l'Insecte ou bien que, artificiellement, elles sont introduites dans leur sang suivant la méthode dite des injections physiologiques. Parmi ces auteurs, je mentionnerai **Pantel** (1898) qui a montré que les « œnocytes » de *Trixion Halidayanum* Rend. absorbaient rapidement le bleu de méthylène de même que les tubes de Malpighi, lorsque ce colorant était introduit dans le tube digestif de l'animal. **Sémichon** (1906) colore également avec le rouge neutre en solution aqueuse chlorurée (6-9 p. 1000) des vacuoles dans les « œnocytes » de quelques Mellifères solitaires ; mais il n'en conclut pas pour cela que les œnocytes sont excréteurs ; ces vacuoles ne se confondraient d'ailleurs pas, suivant cet auteur, avec les granulations pigmentées de « l'œnocyte ». **Nils Holmgren** (1900) fait des « œnocytes » d'*Apion flavipes* des organes excréteurs parce qu'ils se colorent, de même que les tubes de Malpighi, par le bleu de méthylène et l'alizarine-cyanine injectés dans leur organisme. **W. P. Gee** (1911) à l'aide de la même méthode d'injection constate que les « œnocytes » de *Platyphylax designatus* Walker prennent la couleur injectée (bleu de méthylène), de même que les glandes à soie; **Gee** en conclut par homologation que les « œnocytes » ont une fonction voisine de celles des glandes salivaires; ce sont des éléments glandulaires. Poursuivant ses recherches, ce dernier auteur injecte d'autre part, non plus du bleu de méthylène, mais du sulfo-indigotate de soude ; dans ce cas, les cérodécytes ne se colorent plus, et comme ce sont, au contraire, les tubes de Malpighi qui deviennent bleus, **Gee** conclut, là encore par homologation, que les « œnocytes » n'ont

pas une fonction analogue à celle des tubes de Malpighi, ce ne sont pas, autrement dit, des éléments excréteurs.

Je n'ai nullement l'intention de préjuger ici des résultats que peut fournir la méthode des injections physiologiques, je constaterai seulement les contradictions qu'elle peut amener entre les auteurs suivant que ceux-ci, se basant uniquement sur le fait qu'une cellule à fonction inconnue prend, en même temps qu'une cellule à fonction connue, une couleur d'aniline introduite dans leur organisme, concluent que la première cellule possède une fonction semblable à celle de la seconde. Ainsi, les cérodécytes, se colorant par le bleu de méthylène, deviennent pour les uns (**Pantel**, **Holmgren**) des éléments excréteurs, et pour d'autres (**Gee**) des éléments sécréteurs.

Cela nous montre combien l'emploi des colorants d'aniline en injections physiologiques est délicat à manier, et que, les résultats fournis pouvant, dans certains cas, prêter à confusion, il faut bien se garder de conclure trop hâtivement.

Une cellule qui, à la suite de l'introduction artificielle dans l'organisme de l'animal d'un colorant d'aniline, présente certaines parties colorées à l'exclusion d'autres. cette cellule tout en demeurant vivante doit-elle, du fait qu'elle présente certaines particules se colorant, être considérée comme une cellule d'excrétion? Assurément non, même si l'on considère le colorant d'aniline comme un produit toxique pour l'organisme, toxicité qui d'ailleurs n'est pas toujours réelle.

Certaines substances toxiques, telles que le chloroforme et l'éther sulfurique, introduites dans l'organisme, s'accumulent immédiatement, comme on le sait, non pas dans le rein, mais dans la cellule nerveuse, produisant l'anesthésie; ces substances s'accumulent là où elles peuvent être dissoutes, et elles s'accumulent en quantité d'autant plus grande dans la cellule nerveuse que celle-ci présente des substances d'autant plus capables de les dissoudre; dans le cas de la cellule nerveuse, ces substances sont constituées par des lipoïdes (lécithine, etc.).

Les mêmes phénomènes se réalisent quand l'on nourrit une larve d'Insecte, par exemple, avec du Sudan III; la graisse des cellules adipeuses dissout rapidement le Sudan III qui traver-

sant les cellules du tube digestif arrive dans le sang[1] (Cf. **Métalnikov**, **Pantel**, **Licent**, etc.).

Il ne s'agit pas là de phénomènes d'excrétion à proprement parler, mais de dissolution de substances chimiques (éther, chloroforme, Sudan III, etc.) dans d'autres composés chimiques (éthers de la glycérine, lipoïdes, corps gras, etc.).

Ce n'est que bien plus tard, lorsque la quantité de la substance introduite aura sursaturé les produits de la cellule ou des cellules qui peuvent la dissoudre, que les cellules rénales entreront en jeu, et qu'elles élimineront cette substance de l'organisme; cette élimination pourra se faire soit sous la forme primitive de la substance introduite, soit sous la forme de dérivés, à condition toutefois dans ce dernier cas, que les substances introduites puissent être modifiées par les tissus de l'organisme (phénomènes de catalyse, de réduction ou d'oxydation par exemple).

La coloration des particules préexistantes dans la cellule vivante, que l'on obtient par l'introduction dans l'organisme de colorants d'aniline divers me paraissent devoir s'effectuer suivant le même procédé. Les particules qui se colorent, se comportent en l'espèce vis-à-vis du colorant d'aniline comme les substances lipoïdes des cellules nerveuses vis-à-vis du chloroforme et de l'éther, comme la graisse des cellules adipeuses se comporte vis-à-vis du Sudan III. Que la coloration de ces particules se fassent soit par simple dissolution du colorant d'aniline dans la substance qui constitue les particules, qu'elle se fasse par précipitation colloïdale (phénomène électrique[2]), ou de toute autre façon, la question ne change pour ainsi dire pas au point de vue physiologique; la particule apparaît colorée parce qu'elle présente des affinités physico-chimiques avec le colorant d'aniline arrivé à son contact. Il va sans dire que si la cellule vivante ne se laisse pas pénétrer par le colorant d'aniline, la particule

1. J'ai moi-même obtenu facilement la coloration de la graisse des cellules adipeuses de divers Insectes, et entre autres, celle des larves d'*Aphodius fossor* et de *Lampyris noctiluca*. Cette coloration s'obtient au bout de vingt-quatre à quarante-huit heures après ingestion du colorant en poudre mêlé aux aliments.

2. Cf. **de Beauchamp**, Les colorations vitales, 1909. *Année biologique*, vol. XI, Paris.

figurée ne pourra retenir la couleur, au contact de laquelle elle ne se sera pas trouvée.

Dans le cas des cérodécytes des Insectes, j'ai constaté que les grains pigmentés, et non pas le protoplasme, se colorent en rouge par le rouge neutre [1] (Neutralroth de Grübler), le bleu de méthylène et le brun Bismarck [2], que ces colorants soient introduits dans le corps de l'Insecte avec la nourriture ou par injections physiologiques dans le sang [3]. La coloration des grains pigmentés est très rapide; de telles colorations sont surtout intéressantes à suivre lorsque le colorant d'aniline mélangé avec la nourriture arrive dans le sang de l'Insecte après avoir passé au travers des cellules du tube digestif. Dans ces conditions, on peut observer progressivement la coloration des particules des cérodécytes, et l'on constate que les premiers cérodécytes qui se colorent, sont ceux qui sont situés tout proche de l'intestin moyen au niveau duquel se fait l'absorption de la couleur. Remarquons que certains colorants d'aniline (Sudan III) se comportent ici comme le lipochrome des cellules adipeuses des chenilles de *Vanessa Io* L. et *V. urticæ* L. [4].

Lorsqu'un des colorants précité est ingéré en très petite quantité, seuls les grains pigmentés des cérodécytes et certaines granulations des cellules adipeuses de l'Insecte prennent la couleur; les grains pigmentés des cérodécytes retiennent le colorant for-

1. Contrairement aux observations de **Sémichon**, ce sont les grains pigmentés des cérodécytes des Abeilles qui se colorent en rouge par le Neutralroth et non leurs vacuoles incolores.

2. *In vitro*, les grains pigmentés des cérodécytes prennent également ces colorants d'aniline en solution aqueuse.

3. L'action *in vitro* du brun Bismarck en solution aqueuse est intéressante à suivre sur les cérodécytes de l'imago de *Musca domestica* L. Quand on plonge dans une solution aqueuse étendue de brun Bismarck des cérodécytes incolores, et non chargés de grains pigmentés de la Mouche domestique, on remarque que, très rapidement, un précipité formé de gros grains colorés en brun se produit dans le cytoplasme de ces cellules qui demeure d'ailleurs incolore (Pl. III, fig. 35); les deux noyaux du cérodécyte ne sont pas colorés à ce moment. Il s'agit probablement là d'un précipité formé par le brun Bismarck au contact de substances lipoïdes.

4. Le passage du colorant d'aniline dans les cérodécytes, qui demeurent vivants, montre encore que les cellules sont douées d'un grand pouvoir d'absorption, contrairement aux résultats des expériences de **Graber** (1873) et de **Koschevnikov** (1900); ces auteurs avaient en effet indiqué les « œnocytes » comme dépourvus de pouvoir absorbant, se basant sur le fait que ces cellules n'absorbaient pas le perchlorure de fer introduit artificiellement dans la nourriture des Abeilles, alors que ce perchlorure de fer était absorbé par les cellules adipeuses.

tement et très longtemps; quand, dans ces conditions, les tubes de Malpighi se colorent, leurs extrémités seules se trouvent teintées, et cette coloration ne persiste que durant les premières heures qui suivent l'ingestion du colorant. Plus tard, les tubes de Malpighi n'excrètent plus le colorant qui demeure néanmoins sur les grains figurés des cérodécytes [1].

J'ai de la sorte observé, chez les chenilles d'*Arctia flavia* Fuessl., des cérodécytes dont les grains pigmentés en jaune et colorés en rouge, après ingestion du rouge neutre, étaient encore fortement teintés après deux mois. Ceci s'explique aisément si l'on admet que le colorant est dissous dans le lipoïde des grains pigmentés; le colorant subsistera tant que le lipoïde n'aura pas disparu de la cellule [2].

Si, au lieu de colorants d'aniline, on emploie le carminate d'ammoniaque ou le sulfo-indigotate de soude, qui dérivent, le premier d'une production animale (acide carminique), le second d'une production végétale (indigotine), on constate que ces colorants ne se comportent plus vis-à-vis des cérodécytes des Insectes comme les colorants d'aniline ci-dessus utilisés.

Qu'ils soient ingérés par l'animal, ou injectés dans le sang de l'Insecte, le carminate d'ammoniaque et le sulfo-indigotate de soude en solutions aqueuses ne colorent jamais les grains pigmentés des cérodécytes, ni les grains ni les vacuoles des cérodécytes dépourvus de pigment [3]. On obtient *in vitro* les mêmes résultats.

Ces colorants se comportent comme des produits de déchets de l'organisme de l'Insecte : ils sont éliminés par les organes chargés de l'excrétion, c'est-à-dire soit par les tubes de Malpighi soit par les cellules péricardiques. Ce sont, en d'autres

1. Par cette méthode, j'ai obtenu la coloration des grains pigmentés chez un grand nombre de cérodécytes appartenant à diverses espèces d'Insectes et entre autres chez *Apis mellifica* L., *Onthophagus vacca* L., *Cetonia aurata* L., *Philonthus sanguineus*, *Nematus Vaslinieri* Hlg., etc.

2. Une mention spéciale doit être faite pour les cérodécytes des larves d'*Aphodius fossor* L. (Pl. III, fig. 26 et 27) qui, quoique privés de grains pigmentés, retiennent après ingestion le rouge neutre, le brun Bismarck ou le bleu de méthylène et présentent des grains et des vacuoles colorés par les colorants ingérés; ces grains et ces vacuoles incolores s'observent d'ailleurs souvent normalement dans ces cellules avant l'ingestion du colorant d'aniline (Pl. I, fig. 2 et 3).

3. Même ceux de la larve d'*Aphodius fossor*.

termes, de *bons indicateurs* pour mettre en évidence la fonction des organes excréteurs. Ces indicateurs tirent leur raison d'être de la nature chimique même de leur composition.

L'élimination du sulfo-indigotate de soude et de carminate d'ammoniaque[1] par les organes rénaux s'explique, en effet, facilement quand on étudie la nature chimique de ces corps et des dérivés auxquels ils peuvent donner naissance dans l'organisme par phénomènes d'oxydation.

On sait en effet que le sulfo-indigotate de soude est un produit dérivé de l'indigotine; or celle-ci, par oxydation, se dédouble en deux molécules d'isatine, laquelle, réduite à son tour, fournit successivement le dioxindol, l'oxindol et l'indol. Ce dernier est la substance mère, dit **Wahl** (1912) de l'indigotine et de l'isatine.

Le carminate d'ammoniaque est, au contraire, un dérivé de l'acide carminique, produit essentiel du carmin retiré des Cochenilles. Cet acide carminique par oxydation donne naissance à deux nouveaux acides : l'acide cochenillique et l'acide coccinique (Cf. **Liebermam et Voswinkel**, 1897). Le premier de ces acides est l'acide crésol-dicarbonique et le second l'acide crésol-tricarbonique.

Nous voyons que chacun de ces colorants (sulfo-indigotate de soude et carminate d'ammoniaque) renferme soit le groupement indol, soit le groupement crésol, et que, par suite, ils peuvent être considérés comme des complexes indoliques (ou mieux indoxyliques) et crésyliques. Il est donc naturel que, si l'on introduit ces composés chimiques dans l'organisme, ils ne puissent être décomposés en leurs dérivés plus simples et qu'ils se comportent comme leurs termes ultimes *indol* et *crésol*; ils devront par suite être éliminés par les organes urinaires de même que le sont l'indol, les phénols et les crésols[2]. C'est

1. Lorsqu'on injecte dans le sang d'un Insecte, suivant les indications de **Grandis** (1890) un mélange de carminate d'ammoniaque et de carmin d'indigo, l'indigo est excrété par les tubes de Malpighi et le carminate d'ammoniaque par les cellules péricardiques. Cf. **Henneguy**, *Les Insectes*, p. 89, Paris, 1904.

2. On sait que physiologiquement l'indol, les phénols et les crésols proviennent de la décomposition par fermentation putride dans l'intestin d'acides aminés, entre autres de la tyrosine et du tryptophane, résultant de la digestion des matières albuminoïdes. C'est sous les formes ultimes de sulfo-conjugués phénoliques, indoliques ou crésyliques que ces corps sont éliminés avec l'urine. Cf. **Labmling**, *Biochimie*, p. 212-213, Paris, 1911.

pourquoi, à mon avis, le sulfo-indigotate de soude et le carminate d'ammoniaque doivent être, ainsi que je l'ai dit plus haut, considérés comme de bons indicateurs de la fonction excrétrice de la cellule dans la méthode des injections physiologiques, mais seulement comme des indicateurs.

La fonction d'excrétion chez les Insectes, en effet, ne peut être mise indubitablement en évidence, je crois, que par l'élimination de produits semblables à ceux qui se trouvent dans les organes excréteurs, tels que l'acide urique, les urates, et les oxalates.

Aussi, afin de montrer que les cérodécytes des Insectes ne sont pas des cellules excrétrices, ai-je injecté dans le sang de quelques-uns de ces animaux des solutions aqueuses renfermant soit de l'urate de soude ou d'ammoniaque (solutions aqueuses saturées et diluées au 10e), soit de l'oxalate d'ammoniaque à 1 p. 100.

Je n'ai jamais constaté, même au bout de douze ou de vingt-quatre heures, de cristaux d'urates ou d'oxalates de chaux dans les cérodécytes, alors que les tubes de Malpighi étaient surchargés de ces produits.

La fonction d'excrétion apparaît ainsi manifestement absente chez les cérodécytes des Insectes.

L'anatomie même des larves de quelques Insectes et, en particulier, des larves de Cimbicides (Hyménoptères) apporte une preuve de plus en faveur de la non-excrétion, si je puis m'exprimer ainsi, des cérodécytes. J'ai déjà montré, en 1911, que la cavité cœlomique de ces Insectes et, en particulier, celle de la larve de *Cimbex saliceti* Zadd., « présente deux parties bien distinctes, séparées l'une de l'autre par une membrane péri-intestinale qui englobe non seulement l'intestin tout entier, mais encore les organes excréteurs : tubes de Malpighi et tissu adipeux proximal *dont les cellules renferment enchâssées dans leur protoplasme des cellules à urates*; dans l'autre portion de la cavité cœlomique de l'Insecte, c'est-à-dire dans celle comprise entre la membrane péri-intestinale et la peau, se trouvent les ganglions nerveux, le vaisseau dorsal, des muscles et le tissu adipeux distal, *dont les cellules diffèrent essentiellement de celles du tissu adipeux proximal en ce qu'elles ne contiennent jamais de cellules à urates* ».

J'ajouterai actuellement que les cérodécytes ne se trouvent que dans cette dernière partie de la cavité cœlomique, et jamais avec les tubes de Malpighi et les cellules à urates; s'ils étaient des éléments excréteurs, ils seraient sans doute localisés avec les organes excréteurs aux alentours de l'intestin.

En résumé, ces diverses observations et expériences nous montrent que les cérodécytes ne sont pas des éléments excréteurs.

Du fait que leurs grains pigmentés se colorent aussi bien *in vivo* que *in vitro* par quelques colorants d'aniline solubles dans les lipoïdes, et sachant que ces grains pigmentés renferment précisément comme substratum des substances lipoïdes, nous retiendrons seulement qu'il s'agit ici non pas d'excrétion, mais simplement de dissolution d'un composé chimique artificiel (colorant d'aniline) dans un composé chimique ou un ensemble de composés chimiques naturels (grains pigmentés).

C. — Cérodécytes et sécrétion.

J'ai fréquemment observé dans le protoplasme de divers cérodécytes la présence de petits grains ronds, très réfringents et demeurant incolores, alors même que le protoplasme du cérodécyte est coloré. Ces grains mesurent en moyenne de 2 à 3 μ; en quantité souvent considérable, ils sont fréquents chez les jeunes cérodécytes, avant ou au début de l'imprégnation du protoplasme par le pigment; ils peuvent toutefois se rencontrer également, mais plus rarement, chez les cérodécytes présentant des grains pigmentés. Enfin les cérodécytes qui, durant toute la vie larvaire ou imaginale de l'Insecte demeurent dépourvus de pigment, peuvent aussi renfermer de tels grains. Ceux-ci apparaissent comme des *grains de sécrétion*.

En suivant leur évolution dans la cellule, j'ai pu voir que ces grains augmentent peu à peu de volume; chaque grain s'entoure dans la suite d'une vacuole à contenu hyalin; mais bientôt cette vacuole cesse d'être visible nettement en même temps que, peu à peu, le grain disparaît.

De tels grains ne se rencontrent pas uniquement chez les

cérodécytes jeunes; ils s'observent encore dans le protoplasme des cérodécytes déjà âgés, à la suite de l'absorption d'une nourriture abondante; c'est le cas des Insectes hibernants dont les cérodécytes se chargent de ces grains au commencement du printemps, sitôt que ces Insectes commencent à manger à nouveau; mentionnons que, en même temps que l'apparition des grains de sécrétion a lieu, la disparition du pigment s'effectue. Les mêmes phénomènes se passent chez les Insectes qui, éprouvés au cours de leur développement par un jeûne prolongé, sont dans la suite fortement nourris; en un mot, l'apparition de ces grains dans le cytoplasme du cérodécyte paraît liée à l'ingestion de substances nutritives abondantes.

J'ai cherché à déterminer expérimentalement les causes de la formation des grains de sécrétion. Sans nul doute, ces causes sont nombreuses et complexes, par suite difficiles à établir. Je rapporterai néanmoins les quelques remarques qu'il m'a été possible de faire à ce sujet.

Ayant mélangé à des excréments de Vache du jaune d'œuf et ayant nourri pendant deux jours des larves d'*Aphodius fossor* L. avec cette mixture, je constatais que les cérodécytes s'étaient chargés pendant ce laps de temps de petits grains ronds, très réfringents, en tous points semblables aux grains de sécrétion décrits plus haut.

Quand on additionne les excréments, non plus de jaune d'œuf, mais d'huile d'olive et qu'avec ce mélange on nourrit des larves d'*Aphodius fossor*, on obtient encore la formation des grains de sécrétion. La lécithine et la cholestérine, au contraire, ne déterminent pas cette apparition.

L'injection dans le sang de ces larves d'une petite quantité d'huile d'olive ou d'oléate de soude (ce dernier en solution très étendue) détermine également l'apparition des grains; la glycérine injectée dans les mêmes conditions est au contraire sans effet.

Dans le cas précédemment rapporté des Cétoines ayant dévoré des Noctuelles, les cérodécytes décolorés de ces Insectes présentaient également de petits grains incolores de sécrétion (Pl. I, fig. 12).

Les Cétoines capturées en liberté sur les fleurs des Chardons avaient aussi parfois quelques-uns de ces grains dans le protoplasme de leurs cérodécytes.

De ces observations, il résulterait que la formation des grains de sécrétion est, en quelque sorte, sous la dépendance de l'alimentation de l'Insecte, et peut-être plus spécialement en rapport avec l'absorption de savons d'acides gras.

Je me hâte néanmoins d'ajouter que, ayant répété ces diverses expériences sur un grand nombre d'Insectes, j'ai été loin d'obtenir des résultats toujours nettement positifs.

Quant à la nature du produit résultant des modifications du grain de sécrétion, c'est-à-dire de la nature du produit contenu dans les vacuoles formées, il m'a été impossible d'obtenir quelques notions précises.

Toutefois, si l'on admet, selon toute vraisemblance, que cette sécrétion aboutit à la formation de la substance qui s'accumule dans le protoplasme du cérodécyte même, il devient plus accessible d'en déterminer la nature.

Dans le protoplasme des cérodécytes larvaires ou imaginaux, s'accumule, en effet, au fur et à mesure que le volume de la cellule s'accroît, une substance qui, d'abord figurée sous la forme de petites gouttelettes incolores, se rassemble bientôt en masses de plus en plus volumineuses, de telle sorte que, avant la métamorphose de la larve ou avant l'accouplement des imagos, le cérodécyte apparaît chez beaucoup d'Insectes, et en particulier chez les larves de Coléoptères et de Lépidoptères, ainsi que chez les imagos de Phryganes, comme de véritables petites sphères, fortement distendues par un liquide incolore, situé entre l'ectoplasme et le noyau; ce dernier demeurant constamment central.

A ce stade de développement du cérodécyte, il est alors fréquent de constater à l'intérieur de la cellule, la présence d'un plus ou moins grand nombre de petits cristaux incolores, qui ne sont sans doute qu'une modalité du produit incolore que contient le cérodécyte; et qui, ainsi, apparaissent comme en étant la forme géométrique.

L'analyse microchimique de ces cristaux nous apprendra quelle en est la nature; représentant le produit accumulé dans

les œnocytes, ces cristaux pourront ainsi nous fournir quelques indications utiles sur le rôle physiologique, encore inconnu, des « œnocytes » des Insectes.

1° *Les cristaux des cérodécytes des Insectes.*

Plusieurs auteurs ont déjà signalé la présence de cristaux dans des « œnocytes » des Insectes; **Carnoy** [1], en 1885, trouve dans les « cellules jaunes » intercalées aux cellules adipeuses typiques des Insectes, des cristaux qui sont, peut-être, des urates. Nous avons déjà vu que **Berlese** (1902) avait indiqué la présence de cristaux dans les « œnocytes » ; cet auteur les mentionne en particulier chez la nymphe de *Pheidole pallidula* et chez les larves âgées de *Cynips tozæ* et de *Polistes gallica* et conclut à la nature urique de ces cristaux. J'ai déjà indiqué ce qu'il fallait penser de ces cristaux et des prétendus œnocytes qui les renferment; je n'y reviendrai pas.

Nous savons également que **Rössig** (1904) a indiqué chez la larve d'*Andriscus Malpighii* des « œnocytes à concrétion d'urates » : ces urates se présentant sous la forme de sphéro-cristaux de 4 à à 7 μ. « Je n'ai obtenu, dit l'auteur, de telles formations qu'une seule fois chez cette larve; elle était fixée au sublimé; fortuitement quinze de ces cellules se trouvaient réunies. » (*Loc. cit.*, p. 56.)

Bien que **Rössig** prétende qu'il s'agisse en l'espèce de cristaux d'urates, il ne mentionne aucune réaction microchimique permettant de conclure à la nature urique de ces cristaux; en outre **Rössig** ne dit pas s'il a vu ces cristaux *in vivo* avant toute fixation.

La forme des sphéro-cristaux figurés par **Rössig** et les conditions dans lesquelles ils se présentent, inclinent, ainsi que je l'ai déjà dit, à faire considérer ces cristaux non pas comme des urates, mais comme un artéfact dû à l'emploi du sublimé.

De toutes les obervations que nous venons de voir, aucune ne prouve donc que, s'il existe des cristaux dans les « œno-

1. **Carnoy**. *La Cellule*, t. 1, 2e fasc. La cytodiérèse chez les Arthropodes, 1885.

cytes », ces cristaux soient formés d'urates; reste à savoir si les « œnocytes vrais » des auteurs renferment des cristaux.

a) *Fréquence des cristaux dans les cérodécytes.* — Dans les cérodécytes ou « œnocytes vrais » des auteurs, on observe souvent des cristaux; mais ces cristaux ne répondent nullement à l'aspect des cristaux d'urates, comme nous le verrons, et encore moins à la description donnée par **Rössig**. A la lecture seule des observations rapportées par **Berlese** et **Rössig**, on peut affirmer que ces auteurs n'ont pas vu les cristaux qui peuvent exister dans le protoplasme des cérodécytes, ceux-ci n'étant d'ailleurs visibles qu'*in vivo*, et non dans les coupes pour la bonne raison qu'ils sont dissous au cours des manipulations histologiques (voir Pl. IV, fig. 47).

Vu le grand nombre d'Insectes [1] d'espèces différentes où il est possible d'observer des cristaux dans les cérodécytes, il me semble permis de présumer actuellement que ces cristaux peuvent se retrouver dans les cérodécytes, sinon de tous les Insectes, du moins de la plupart d'entre eux.

b) *Aspect microscopique des cristaux des cérodécytes.* — L'aspect microscopique de ces cristaux ne varie guère; ce sont le plus souvent de fines aiguilles ondulées ou rectilignes, groupées par paquets ou isolées; rarement ces cristaux sont

1. J'ai observé de tels cristaux dans les cérodécytes d'un grand nombre d'Insectes; ils sont en particulier très nets chez :

DIPTÈRES	Larve de	*Phytomyza*, sp. vivant sur l'Hépatique trilobée.
	Imago de	*Scatophaga merdaria* Fabr.
		— *stercoraria* L.
ORTHOPTÈRES	Larve et imago de.	*Decticus verrucivorus* L.
		Ephippiger terrestris Yers.
COLÉOPTÈRES	Larve de	*Phytonomus arator* L.
		Carabidae (*Feronia*).
	mago de	*Onthophagus vacca* L.
		Cetonia aurata L.
		Aphodius fimetarius Latr.
LÉPIDOPTÈRES	Larve de	*Grapholita* sp. du Pois.
		Arctia flavia Fuessl.
		Bombyx rubi L.
		Vanessa Io L.
		— *urticæ* L.
HYMÉNOPTÈRES	—	*Nematus perspicillaris* Hartig.
NÉVROPTÈRES	—	*Phryganea striata* L.

lamellés, tout en demeurant flexueux, onduleux et incurvés. Ces cristaux sont incolores[1], brillants au microscope *in vivo*, et se détachent optiquement assez bien de la masse environnante qui apparaît plus sombre (Pl. I, fig. 1 et Pl. III, fig. 25, 32, 33, 39).

Les cristaux occupent en général tout l'intérieur du cérodécyte, mais souvent se présentent en nombre plus grand autour du noyau ; ils sont parfois contenus à l'intérieur de vacuoles pigmentées, comme chez *Cetonia aurata* L. (Fig. III).



Fig. III. — Boules pigmentées (jaune brun) dans les cérodécytes d'imago de *Cetonia aurata* L. ; ces boules renferment des cristaux incolores de cire. × 2 250.

Qu'il s'agisse de petits cérodécytes ou de très gros cérodécytes, les cristaux sont les mêmes; ils s'observent aussi bien chez les cérodécytes incolores [larve de *Phytomyza* de l'Hépatique (Pl. I, fig. 1), larves de *Feronia*], que chez les cérodécytes colorés [chenilles de *Vanessa Io* L., et *V. urticæ* L., larve de *Phytonomus arator* L., imago de *Scatophaga merdaria* Fabr. et *S. stercoraria* L. (Pl. III, fig. 25)].

Ces cristaux se rencontrent de préférence dans les cérodécytes larvaires avant la métamorphose et chez les cérodécytes imaginaux après l'accouplement et la ponte.

2° *Réactions microchimiques.*

L'aspect sous lequel se présentent les cristaux des cérodécytes indiquait de rechercher s'ils étaient formés par une cholestérine, des acides gras ou une cire; bien que ne rappelant nullement à première vue des cristaux d'urates, il y avait néanmoins lieu d'effectuer les réactions de ces derniers, à la

1. Chez la larve verte du Charançon de la luzerne (*Phytonomus arator* L.), (Pl. III, fig. 31), les cérodécytes larvaires renferment parfois, à côté des cristaux incolores, d'autres cristaux colorés en rouge vif; insolubles dans l'acide chlorhydrique et les bases, ces derniers présentent tous les caractères microchimiques des cristaux incolores, ce sont sans doute des cristaux, sinon semblables, du moins bien voisins des premiers.

suite des diverses opinions émises par les auteurs dont j'ai mentionné les recherches précédemment.

J'indiquerai successivement les résultats de mes observations. Celles-ci ont plus spécialement porté sur les cristaux des cérodécytes des larves de *Phytomyza sp.* (Diptère) vivant sur l'Hépatique trilobée, *Phytonomus arator* L. (Coléoptère), *Bombyx rubi* L. (Lépidoptère), *Nematus perspicillaris* Hartig (Hyménoptère), *Scatophaga merdaria* Fabr. et *S. stercoraria* L. (Diptères).

Les réactions des cristaux sont les mêmes, quelle que soit l'espèce d'Insecte considérée.

a) *Recherche de l'acide urique.* — Les cérodécytes renfermant des cristaux sont placés sur une lame de verre, et repérés sous le microscope; on laisse sécher la préparation à l'air et on dépose à l'endroit des cellules une goutte d'acide azotique, puis on évapore lentement à une douce température; au résidu obtenu, l'addition d'ammoniaque ou de soude ne provoque aucune coloration caractéristique; en d'autres termes, la réaction de la murexide se comporte négativement vis-à-vis des cristaux des cérodécytes.

Si, au résidu obtenu avec l'acide azotique comme il est indiqué ci-dessus, on ajoute une ou deux gouttes d'une solution préparée en mélangeant deux volumes d'ammoniaque commerciale et un volume de solution de cyanure de potassium à 10 p. 100 d'eau, on n'obtient pas, selon les indications de **Denigès**, le précipité de l'oxaluramide qui se présente au microscope, en cas de la présence d'urates, sous la forme de cristaux arborescents.

Les acides acétique ou chlorhydrique ne déterminent pas de précipités cristallins; les cristaux des cérodécytes sont d'ailleurs insolubles dans ces acides. Ces cristaux ne réduisent pas la liqueur cupro-potassique, ni la liqueur d'azotate d'argent ammoniacale comme le feraient des urates.

La méthode histo-chimique de **J. Courmont** et **Ch. André**[1] (1905), à l'azotate d'argent et à l'ammoniaque, ou à la mixture

1. *Journal physiol. et path. gén.*, Paris, 1905.

argentico-magnésienne ne colore en noir ni les cristaux, ni les grains pigmentés de cérodécytes.

Les cristaux formés dans les cérodécytes ne sont donc pas constitués par de l'acide urique, ni des urates.

Ces cristaux ne sont pas non plus constitués par des bases puriques, telles que la guanine, l'adénine et la xanthine.

b) *Recherche des cholestérines*. — L'acide sulfurique est sans action sur les cristaux, il ne les colore, ni ne les brunit.

L'acide sulfurique additionné d'iode ou d'anhydride acétique ne détermine également aucune coloration, même à chaud.

Ces deux réactions étant négatives indiquent que les cristaux des cérodécytes ne sont pas formés par une cholestérine ou un corps voisin, tel que la coprostérine et l'isocholestérine.

c) *Recherche des acides gras*. — La forme et l'aspect des cristaux des cérodécytes étant voisins de ceux des acides gras, il était nécessaire de chercher comment se comporteraient les cristaux des cérodécytes vis-à-vis des réactifs des acides gras.

Le tétroxyde d'osmium en solution aqueuse à 2 p. 100 ne les teinte pas en noir, il ne les brunit même pas. L'addition d'alcool ne détermine aucun noircissement.

A froid, l'alkanine, le Sudan III en solution alcoolique avec ou sans addition d'acide acétique ne les colorent pas non plus; il en est de même du rouge Scarlach.

La solution aqueuse saturée de carbonate de soude ne les dissout pas. Ces cristaux sont en outre insolubles dans la soude, la potasse et l'ammoniaque.

Ce ne sont donc pas des cristaux d'acides gras.

3° *Identification microchimique des cristaux des cérodocytes*.

Dans les réactions microchimiques précédentes, on voit que les cristaux des cérodécytes des Insectes, sont insolubles dans les bases (KOH, NaOH et AzH^3) et les carbonates alcalins; ils le sont également dans les savons alcalins en solution aqueuse; ils sont encore totalement insolubles dans les acides organiques

(citrique, tartrique, oxalique, acétique, etc.) et dans les acides minéraux concentrés (SO^4H^2, AzO^3H, HCl).

J'ajouterai que l'alcool éthylique à 96° ne les dissout pas à froid; il en est de même de l'acétone; l'huile d'olive ne paraît pas les dissoudre. Ces cristaux sont plus ou moins solubles, le plus souvent insolubles dans l'alcool potassique à froid; ils sont, au contraire, très solubles dans l'éther sulfurique, le chloroforme et le xylol. C'est pour ces raisons qu'on ne les retrouve pas dans les cérodécytes des préparations histologiques montées au baume de Canada dissous dans le xylol ou le chloroforme (Pl. IV, fig. 47).

Ces cristaux au contact de SO^4H^2 additionné de formol ne donnent pas de coloration (recherche des carbures aromatiques).

Les cristaux des cérodécytes sont *fusibles* à une faible température; on peut les faire disparaître des cérodécytes, en portant ceux-ci sur une platine chauffante légèrement chauffée; en passant rapidement au-dessus d'une flamme de bougie des cérodécytes contenant des cristaux, les cristaux disparaissent de même, laissant à leurs places de petites gouttes incolores et réfringentes; les cristaux ne réapparaissent pas par refroidissement[1].

Ces différents caractères permettent de conclure que les cristaux des œnocytes des Insectes sont des cristaux de cire[2].

4° *Origine de la cire des cérodécytes.*

L'origine de la cire des cérodécytes des Insectes peut être de deux sortes : 1° le cérodécyte accumulerait la cire arrivée dans le sang sous la forme de composés dérivés, après ingestion d'aliments renfermant de la cire; 2° le cérodécyte formerait lui-même la cire qu'il contient.

Otto von Fürth (1903), p. 404, admet que la cire des plantes

1. La cire des Pucerons recristallise par refroidissement. (Cf. **Hollande**, 1911.)
2. Il est à remarquer que dans certains cas, il existe dans les cérodécytes des Insectes des pseudo-cristaux colorés en jaune (imago de *Cetonia aurata* L.) ou en rouge (*Decticus verrucivorus* L.); ces formations à aspect cristallin ne sont que des grains pigmentés étirés; ils en présentent tous les caractères histochimiques, prennent lè rouge neutre ou le bleu de méthylène (— les cristaux de cire incolores ne se teignent pas par ces colorants —), ce qui permet de les différencier facilement des cristaux de cire.

ingérée avec les aliments puisse être utilisée dans une certaine mesure par l'Insecte (Abeille, etc.); « après passage au travers des voies digestives, elle serait conduite à l'endroit de sa destinée ». En admettant que, dans le cas des cérodécytes, une partie de la cire soit d'origine externe — ce que je ne pense pas —, il est bien certain que les nombreux cristaux de cire renfermés parfois dans divers cérodécytes ne peuvent provenir de la petite quantité de cire contenue dans les aliments incorporés. On ne pourrait d'ailleurs expliquer de la sorte, l'abondance de ces cristaux chez les cérodécytes imaginaux des Insectes qui, à l'état adulte, ne prennent pas de nourriture, chez les Phryganes par exemple.

La cire prend donc assurément naissance dans le cérodécyte : c'est un produit de la cellule même.

Chez les Abeilles, **Erlenmeyer** et **v. Planta** (1878-1880) ont indiqué la cire comme étant un produit se formant sous l'influence de ferments spéciaux, aux dépens des hydrates de carbone, du dextrose, du lévulose, voire même de la gélatine, des peptones et des albuminoïdes, et admis que par suite la formation de la cire était sous la dépendance de la nourriture de l'Insecte.

J'ai moi-même remarqué que la teneur en cire des cérodécytes des Insectes variait suivant l'alimentation de l'animal ; ainsi les larves qui se nourrissent de substances sucrées (chenilles de Microlépidoptères des fruits), ou de grains d'amidon (*Grapholita* des Pois) ont presque toujours leurs cérodécytes excessivement riches en cristaux de cire; chez les Insectes qui mangent énormément et qui ont une nourriture riche en hydrates de carbone, les cérodécytes sont également plus volumineux (chenilles) que chez les Insectes dont la nourriture est pauvre ou peu abondante en substances hydrocarbonées assimilables (larves de Longicornes vivant dans le bois). Chez les Hyménoptères (*Apis*, *Bombus*, etc.) qui se nourissent volontiers de substances sucrées, les cérodécytes sont encore très nombreux.

Toutefois, je pense que l'absorption des substances grasses joue un rôle prépondérant dans la formation de la cire; nous avons vu qu'après l'ingestion d'un repas riche en graisse, ou après l'injection dans le sang de l'Insecte d'huile d'olive ou de

minime quantité de savons alcalins, les cérodécytes se chargeaient de grains de sécrétion (voir p. 42). Assurément ces grains de sécrétion sont en relation plus ou moins étroite avec la cire formée par le cérodécyte; et il est à présumer que les substances grasses, par leurs acides constituants (palmitique, oléique[1]) jouent un rôle important dans la formation de la cire. Il est même à présumer que les grains de sécrétion donnent naissance à des ferments spéciaux, capables de modifier les hydrates de carbone ou les savons solubles des acides gras du sang pour produire la cire que renferment les cérodécytes. La nourriture de l'Insecte jouerait ainsi un rôle manifeste dans la production de la cire.

La présence d'une cire dans le protoplasme des cérodécytes n'a d'ailleurs rien qui doive surprendre; ces cellules dérivant, ainsi qu'il est maintenant bien établi, des cellules hypodermiques, d'où proviennent également les glandes cirières des insectes (Abeilles, larves de Tenthrèdes, etc.)

V. — PARALLÉLISME ENTRE LE CÉRODÉCYTE ET LA CELLULE ADIPEUSE

L'évolution et le développement des cérodécytes et des cellules adipeuses présentent de nombreux points de comparaison.

Au fur et à mesure que la larve grandit, les cérodécytes, en même temps que les cellules adipeuses, augmentent de volume; l'accroissement des cérodécytes est parfois plus rapide, à tel point que ces derniers arrivent alors non seulement à dépasser le volume des cellules adipeuses, mais à leur être de beaucoup supérieur [cf. **Koschevnikov** (1900), **Sémichon** (1906), **Rössig** (1904), **Stendell** (1912)]; lorsque le volume du cérodécyte est considérable, le nombre des cérodécytes par animal est restreint; quand le cérédocyte n'atteint que de faibles dimensions, le nombre de ces éléments est au contraire élevé. Dans d'autres

1. **A. Gascard** a mis en évidence la présence de l'acide oléique dans la cire de la gomme laque; l'acide oléique se trouve dans cette cire sous forme d'éther mélissique, de même que l'acide palmitique.

cas les cérodécytes ont un volume sensiblement égal à celui des cellules adipeuses (Abeille, Bourdon).

Au moment de la métamorphose, les cérodécytes tout comme les cellules adipeuses, se libèrent de leurs trachées et se répartissent dans tout le sang de l'Insecte. Les cérodécytes larvaires à l'instar des cellules adipeuses de la larve diminuent alors de volume, cédant au milieu ambiant les produits qu'ils avaient accumulés durant la vie de l'Insecte; leur volume va se rétrécissant considérablement, au point de revenir dans certains cas à peu près à leur volume initial (chenille de *Vanessa Io*).

Pendant la métamorphose, les cérodécytes imaginaux, parallèlement aux cellules qui vont former le tissu adipeux de l'imago, vont au contraire augmenter rapidement de volume, et cela uniquement aux dépens des substances alimentaires qu'elles puiseront dans le sang de l'animal, en l'absence de toute nourriture[1]; la cellule adipeuse de l'imago accumulera de la graisse, le cérodécyte se chargera de cire[2].

Cire et graisse seront utilisées durant la vie de l'imago, ce dernier n'absorbant bien souvent aucune nourriture.

Après l'accouplement chez les mâles, et la ponte chez les femelles, cérodécytes et cellules adipeuses, par perte des substances accumulées, diminuent à nouveau de volume.

Le jeûne, la privation d'eau aboutissent à des résultats semblables; chez les cérodécytes larvaires, aussi bien que chez les cérodécytes imaginaux, on remarque une diminution de volume avec apparition de grains pigmentés; chez les cellules adipeuses la formation des grains pigmentés est rare, je l'ai observée pourtant nettement chez les imagos de *Timarcha coriaria* Fabr., où le pigment cristallise souvent (Pl. III, fig. 40).

Certains cérodécytes (imago de *Scatophaga merdaria* et

1. Ceci est manifestement visible chez les phryganes, par exemple.

2. Nous avons déjà vu que **Graber** (1873) et **Koschevnikov** (1900) avaient indiqué chez les Abeilles une différence entre les cellules adipeuses et les « œnocytes », du fait que ces derniers n'absorbaient pas, comme les premières, le perchlorure de fer introduit artificiellement dans du miel servant à les nourrir. On ne peut de cette expérience conclure que les cérodécytes sont dépourvus de pouvoir absorbant puisque, comme l'ont vu les auteurs, ces éléments sont capables d'absorber d'autres produits, tels que certains colorants d'aniline (rouge neutre) et des lipochromes.

de *S. stercoraria*) renferment parfois des gouttes de graisse (3-oléine) colorables en noir par l'acide osmique; inversement, certaines cellules adipeuses (Abeille ouvrière au printemps) renferment des cristaux de cire[1] (Wielowiejski, 1886).

Les cérodécytes sont encore chargés de glycogène de même que les cellules adipeuses, il m'est arrivé d'observer parfois des exemplaires de *Carabus violiaceus* (imago) dont les cérodécytes, en l'absence de tout glycogène dans les cellules adipeuses, étaient chargés de ce produit. J'ai également pu constater que le glycogène se trouve en quantité notable dans les cérodécytes avant la métamorphose et que, durant la période nymphale, ce glycogène est utilisé par l'animal et disparaît complètement du cérodécyte. Ce fait est très visible chez les *Vanessa Io* L. et *urticæ* L. (Pl. III, fig. 29).

Souvent encore, comme chez les Insectes précédents, le même pigment colore la graisse des cellules adipeuses et les grains des cérodécytes.

On pourrait enfin invoquer encore, comme fait secondaire permettant de rapprocher les cérodécytes des cellules adipeuses, l'infiltration du protoplasme des cérodécytes et des cellules adipeuses par un même parasite, l'*Adelea Mesnili*[2] Pérez (1903) par exemple.

En résumé, ces observations indiquent qu'il existe un parallélisme réel entre le cérodécyte et la cellule adipeuse de l'Insecte; tous deux grandissent avec la larve et augmentent de volume par l'accumulation de produits spéciaux dans leur protoplasme; tous deux diminuent de volume pendant la métamorphose, cédant leurs produits accumulés aux tissus en formation par l'intermédiaire du sang; ils se chargent de pigment, renferment une même substance de réserve : le glycogène; la différenciation s'établit par la nature des produits accumulés; l'un se charge de cire, l'autre de graisse.

1. J'ai observé moi-même ces cristaux dans les cellules adipeuses d'Abeilles capturées le soir sur la route, au mois de février 1913, à la suite d'une journée de soleil; chez ces Abeilles, les cérodécytes ne renfermaient pas de cristaux de cire.

2. Ch. Pérez, 1903. Sur une Coccidie nouvelle, *Adelea Mesnili*, parasite cœlomique d'un Lépidoptère. *C. R. Soc. Biol.*, Paris, vol. LI, p. 694, et *Arch. f. Protistenk.*, Bd. II, p. 1.

CONCLUSIONS

Les cérodécytes larvaires ou imaginaux évoluent chez l'Insecte de la même manière. Jeunes, ces cellules se distinguent par leur protoplasme homogène, à aspect cireux et par leur noyau sphérique (fortement chromatique) occupant le centre de la cellule; âgés, les cérodécytes ont leur protoplasme vacuolaire, leur noyau circulaire ou ramifié, plus volumineux et renfermant parfois de nombreux nucléoles; le volume du cérodécyte est souvent alors considérable; sa forme varie suivant la localisation de la cellule; isolé, le cérodécyte est oblong ou sphérique; adhérent aux cellules adipeuses, il en épouse la forme. A l'approche de la métamorphose chez la larve, après la ponte ou l'accouplement chez l'imago, le cérodécyte présente presque toujours des cristaux incolores de cire dans son protoplasme.

Le cérodécyte peut se charger de pigment ou demeurer incolore. Lorsqu'il se charge de pigment, celui-ci est au début uniformément répandu dans tout le protoplasme; dans la suite, il se présente sous la forme figurée de grains pigmentaires situés à la périphérie de la cellule; le pigment est alors dissous dans une substance lipoïde qui forme le substratum du grain pigmenté.

Le pigment provient probablement de la nourriture absorbée; dans certains cas (*Vanessa Io* L.), il n'appartient pas en propre aux cérodécytes et peut être identique à celui qui colore la graisse des cellules adipeuses, c'est alors un lipochrome (zoonérythrine) du groupe des carotinoïdes.

Les cérodécytes sont en relation étroite avec l'alimentation de l'animal; chez un grand nombre d'Insectes, lorsque la nourriture est abondante, le volume du cérodécyte s'accroît énormément et se charge de substances hyalines. Lorsque l'Insecte est soumis à un jeûne prolongé, le cérodécyte diminue au contraire rapidement de volume. Quand le cérodécyte est pigmenté, le pigment se concrète alors souvent sous la forme de grains figurés à la périphérie de la cellule. La cessation du jeûne, remplacé par une nourriture abondante, fait augmenter à nou-

veau le volume des cérodécytes qui se chargent de produits hyalins; en même temps les grains pigmentés peuvent disparaître, puis le pigment se répartir à nouveau dans tout le cytoplasme, et se décolorer (probablement par oxydation[1]).

La formation des grains pigmentés dans les cérodécytes se produit également à l'approche de la métamorphose, ou après l'accouplement et la ponte des œufs.

Les grains pigmentés ne constituent pas un produit d'excrétion; formés dans le cérodécyte même, ils marquent simplement un arrêt dans le fonctionnement de la cellule.

Les cérodécytes ne sont pas des organes excréteurs; jamais ils ne renferment de cristaux d'urates ou d'oxalates. Le carminate d'ammoniaque et le sulfo-indigotate de soude qui, par suite de leur composition chimique (groupe crésol et indol) se comportent dans l'organisme comme des produits urinaires, ne sont pas éliminés par les cérodécytes.

Certaines particules du protoplasme, les grains pigmentés entre autres, se colorent (*in vivo*), après injection ou ingestion, par quelques colorants d'aniline, tels que le rouge neutre, le brun Bismarck et le bleu de méthylène; il ne s'agit pas là de phénomènes d'excrétion, mais simplement de dissolution d'un colorant d'aniline dans une substance figurée capable de la dissoudre, représentée ici par des lipoïdes; le passage de ces colorants dans les cérodécytes indique que ceux-ci sont doués d'un pouvoir d'absorption tout comme les cellules adipeuses.

Les cérodécytes ne renferment pas d'urée décelable par les acides azotique ou oxalique; ils ne renferment pas non plus d'acides biliaires, ni de cholestérine.

Ils n'absorbent pas la chlorophylle, ni l'hémoglobine; certains de leurs caractères histologiques (terminaisons des trachées chez *Cionus olens*) permettraient de les rapprocher peut-être des cellules péritrachéales; les cérodécytes n'apparaissent pourtant pas comme des cellules de la respiration.

Les cérodécytes ne sont pas des organes de la mue, leur raison d'être chez les imagos serait alors incompréhensible.

1. J'ai observé qu'une solution de carotinoïdes de la Carotte dans le xylol se décolore également quand on l'expose à l'air et à la lumière.

Les cérodécytes sont des éléments formateurs de cire; d'où le nom de cérodécytes, « cellules pleines de cire » que j'ai proposé en remplacement des mots « œnocytes » ou « xanthocytes » qui indiquaient que ces cellules sont toujours teintées en jaune vineux, ce qui n'est pas le cas, puisque, à côté de cérodécytes à pigment jaune, brun, rouge ou vert, il existe des cérodécytes incolores.

La cire disparaît du cérodécyte pendant la métamorphose (il en est de même durant le jeûne et après la ponte) tout comme la graisse disparaît des cellules adipeuses. Comme ces dernières, les cérodécytes renferment du glycogène.

Assurément la cire accumulée dans le cérodécyte sert de substance de réserve, de même que la graisse des cellules adipeuses, mais il faut également admettre que les cérodécytes constituent par leur provision de cire de véritables accumulateurs d'eau (cf. **Métalnikov**, 1908), si indispensables à l'animal durant la période des métamorphoses et de la vie imaginale.

Nancy, mai 1913.

Index bibliographique.

1900. ANGLAS (J.). — Observations sur les métamorphoses internes de la Guêpe et de l'Abeille. *Bull. Sc. France et Belgique*, vol. XXXIV.

1901. ANGLAS (J.). — Quelques remarques sur les métamorphoses internes des Hyménoptères. *Bull. Sc. Ent. France*, n° 4.

1901. ANGLAS (J.). — Quelques caractères essentiels de l'histolyse pendant la métamorphose. *Bull. Soc. Ent. France*, n° 17.

1902. ANGLAS (J.). — Nouvelles observations sur les métamorphoses internes. *Arch. anat. microsc.*, vol. V.

1890. BALBIANI (E.-G.). — Études anatomiques et histologiques sur le tube digestif des Crytops. *Arch. de Zool. exp.*, 2e série, t. VIII.

1911. BANG IVAR. — *Chemie und Biochemie der Lipoide.* Wiesbaden, verlag von J. F. Bergmann.

1909. BEAUCHAMP (DE). — Les colorations vitales. *Année biologique*, vol. XI. Paris.

1899. BERLESE (A.). — Osservazioni su fenomeni che avvengono durante la ninfosi degli Insetti metabolici. *Rivistadi Patologia vegetale* partie I, vol. VIII, X et XI.

1902. BERLESE (A.). — *Ibid.*, partie II, vol. IX.

1900. BERLESE (A.). — Considerazioni sulle fagositosi degli Insetti metabolici. *Zool. Anz.*, Bd. XXIII.

1900. Berlese (A.). — Intorno alle modificazioni di alcuni tessuti durante la ninfosi della *Calliphora erythrocephala*. *Boll. Soc. Entomologica italiana*, vol. XXXII.

1901. Berlese (A.). — Vorgänge welche während die Nymphosis der metabolischen Insecten vorkommen. *Zool. Anz.*, Bd. XXIV.

1891. Bugnion (E.). — Recherche sur le développement post-embryonnaire, l'anatomie et les mœurs de l'*Encyrtus fuscicollis* Dalm. *Rev. Zool. Suisse*, vol. V.

1885. Carnoy (J.-B.). — La cytodiérèse chez les Arthropodes. *La Cellule*, t. 1, 2e fasc.

1878-1880. Erlenmeyer (E.) und A. v. Planta Reichenau. — Chemische Studien über die Thätigkeit der Bienen. *Bienenzeitung* von A. Schmidt, XXXIV, 1878, p. 181-183; XXXV, 1879, n° 1 et 2; et 1880 n° 1. Cité d'après Maly's Jahresber.; VIII, p. 294-295; IX, p. 265-266; et X, p. 366. (D'après Otto von Fürth, 1903.)

1856. Fabre (J.-H.). — Étude sur l'instinct et les métamorphoses des Sphégiens. *Ann. des Sc. Nat. Zool.*, 4e série, t. VI.

1863. Fabre (J.-H.). — Étude sur le rôle du tissu adipeux dans la sécrétion urinaire chez les Insectes. *Ann. Sc. nat. Zool.*, 4e série, t. XIX.

1903. Fürth (Otto von). — *Vergleichende chemische Physiologie der niederen Tiere.* Iena.

1910. Fauré-Fremiet (E.), A. Mayer et G. Schaeffer. — Sur la microchimie des corps gras; application à l'étude des mitochondries. *Arch, anat. micr.*, t. XII.

1872. Graber (V.). — Vorläufiger Bericht über den prolpusatorischen Apparat der Insecten. *Sitzungsber. der Kaiserlichen Akademie der Wissenschaften. Mathem. Naturwiss.*, Bd. LXV, Wien.

1873. Graber (V.). — Ueber den propulsatorischen Apparat der Insecten. *Arch. f. mikrosk. Anat.*. IX.

1890. Graber (V.). — Vergleichende Studien am Keimstreif der Insecten. *Denkschrift Ak. wiss. Wien.*, vol. LVII.

1891. Graber (V.). — Ueber die embryonale Anlage des Blut-und Fettgewebes der Insecten. *Biol. Central.*, Bd. XI. p. 212-224.

1891. Graber (V.). — Zur Embryologie der Insecten. *Zool. Anzeiger*, Bd. XIV.

1904. Henneguy (L.-F.). — *Les Insectes.* Paris.

1895. Heymons (R.). — *Die embryonalentwicklung von Dermapteren und Orthopteren unter besonderer Berücksichtigung der Keimblätterbildung monographisch bearbeitet.* Iena.

1897. Heymons (R.). — Entwicklungsgechichtliche Untersuchungen an *Lepisma saccharina* L. *Zeit. f. wiss. Zool.*, Bd. LXII.

1909. Hirscher. — Die Embryonalentwicklung von *Donacia crassipes* L. *Zeit. f. wiss. Zool.*, Bd. XCII, p. 627-744, 5 tabl. 15 text. fig.

1902. Holmgren (Nils). — Ueber die Excretionsorgane des *Apion flavipes* und *Dacypes niger*. *Anat. Anz.*, Bd. XXIII, p. 225-239.

1906. Hollande (A.-Ch.). — *Étude physico-chimique du sang de quelques Insectes; toxicité de ce sang.* Thèse pharmacie, Lyon.

1909. Hollande (A.-Ch.). — Sur la fonction d'excrétion chez les Insectes salicoles. *Ann. Univ. Grenoble.* Thèse pharmacien supérieur, Lyon.

1909. Hollande (A.-Ch.). — Contribution à l'étude du sang des Coléoptères. *Arch. Zool. exp. et gén.*, série 5, t. II, n° 5.

1911. Hollande (A.-Ch.). — *L'auto-hémorrhée ou le rejet du sang chez les Insectes (toxicologie du sang).* Thèse Sciences, Paris.

1912. Hollande (A.-Ch.). — Différenciation chromatique des éléments de la cellule par l'emploi de quatre colorants électifs. *Arch. Zool. exp. et gén.* t. X, Notes et Revues, n° 3, p. lxii.

1913. Hollande (A.-Ch.). — Coloration vitale du corps adipeux d'un Insecte phytophage par une anthocydre absorbée avec la nourriture. *Arch. Zool. exp. et gén.* vol. LI, Notes et Revues, n° 2, p. 53-58.

1898. Karawaiew (W.). — Die nachembryonale Entwicklung von *Lasius flavus*. *Zeit. f. wiss, Zool.*, Bd. LXIV, p. 385-478, 4 tabl. 15 text. fig.

1898. Karpov (W.). — Ueber directe Kerntheilung in Geweben. (En russe, cité par Koschenikov). *Annalen des Moskauer Landwirthschaftlichen Instituts.*

1885. Korotneff (A.). — Die Embryologie der *Gryllotalpa. Zeit. f. wiss. Zool.*, Bd. XLI, p. 570-604.

1900. Koschevnikov (G.). — Ueber den Fettkörper und die Œnocyten der Honigbiene (*Apis mellifica*). *Zool. Anz.*, Bd. XXIII.

1889. Kowalevsky (A.). — Ein Beitrag zur Kenntniss der Excretionsorgane. *Biol. Centralbl.*, Bd. IX.

1892. Kowalevsky (A.). — Sur les organes excréteurs chez les Arthropodes terrestres. *Congrès international de Zoologie*, 2e session à Moscou.

1897. Kowalevsky (A.). — Beiträge zur Kenntniss der nachembryonalen Entwicklung der Musciden. *Zeitschr. f. wiss. Zool.*, Bd. XLV.

1865. Landois (L.). — Ueber die Function des Fettkörpers. *Zeitsch. f. wiss. Zool.*, Bd. XV.

1863. Leydig (Franz). — Einige Wörte über den Fettkörper der Arthropoden. *Reichert und du Bois-Reymond's Archiv f. Anal.*

1912. Licent (E.). — *Recherches d'anatomie et de physiologie comparée sur le tube digestif des Homoptères supérieurs.* Thèse de Nancy.

1897-98. Liebermann und Voswinkel. — Zur Kenntnis des Cochenillefarbstoffes. *Ber. der deutschen chem. Gesellsch.*, Bd. XXX, 1897, p. 688 et 1731; Bd. XXXI, 1898, p. 2079.

1896. Métalnikov (S.). — Sur les organes excréteurs de quelques Insectes. *Bull. Acad. impér. Sc. St-Pétersbourg*, 5e série, t. IV, n° 1 (en russe).

1908. Métalnikov (S.). — Chenille de *Galleria melonella. Arch. Zool.*, vol. XXXII, n° 4, t. II, série 4.

1893. Pantel (J.). — Le *Trixion halidayanum* Rend. Essai monographique sur les caractères extérieurs, la biologie et l'anatomie d'une larve parasite des Tachinaires. *La Cellule*, vol. XV, p. 5-290, 6 tabl.

1901. Pérez (Ch.). — Sur les œnocytes de la Fourmi rousse. *C. R. Acad. Sc.*

1902. Pérez (Ch.). — Contributions à l'étude des métamorphoses. Thèse de Paris et *Bull. Scient. France et Belgique*, t. XXXVII, p. 195-427, pl. x-xii, 3 pl., 32 fig. texte.

1910. Pérez (Ch.). — Recherches histologiques sur la métamorphose des Muscidés (*Calliphora erytrocephala* Mg.) *Arch. Zool. expér. et gén.* (5), t. IV, p. 1-274, pl. i-xvi.

1911. Pérez (Ch.). — Observations sur l'histolyse et l'histogenèse dans la métamorphose des Vespides (*Polistes gallica* L.). *Mémoires Classe des Sciences Acad. roy. Belgique*, 2e série, t. III.

1889. Pekarski (J.). — Ueber die Peritrachealzellen der Insecten. *Abhandlungen der Novorossijskischen Gesellschaft der Naturforscher*, Bd. XIV, Lief. 1, Odessa, mit 1 Taf. (cité par Koschevnikov).

1910. Poyarkoff (E.). — Recherches histologiques sur la métamorphose d'un Coléoptère (La galéruque de l'Orme). *Arch. Anat. micros.*, vol. XXII, p. 333-474, 69 fig. text.

1899. Prenant (A.). — Terminaison intracellulaire et réellement cytoplasmique des trachées chez la larve de l'Œstre du Cheval. *C. R. Soc. Biol.*, p. 507-510.

1900. Prenant (A.). — Notes cytologiques, cellules trachéales des Œstres. *Arch. Anat. micros*, t. III.

1904. Rössig (H.). — Von welchen Organen der Gallwespenlarven geht der Reiz zur Bildung der Pflanzengalle aus? Untersuchung der Drüsenorgane der Gallwespenlarven, zugleich ein Beitrag zur postembryonalen Entwicklung derselben. *Zool. Jahrb.* (*Syst.*), Bd. XX, p. 19-90, 4 tabl.

1889. Schaeffer (C.). — Beiträge zur Histologie der Insecten. *Zool. Jahrbuch.* (*Anat.*), vol. III, p. 611-652, 2 tabl.

1878. Schindler (E.). — Beiträge zur Kenntniss der Malpighi'schen Gefässe der Insecten. *Zeit. f. wiss. Zool.*, Bd. XXX.

1913. SCHULZE (P.). — Studien über tierische Körper der Carotingruppe. I. *Insecta. Sitzungsberichten der Gesellschaft natürforschender Freunde*, Berlin, n° 1.

1906. SÉMICHON (L.). — Recherches morphologiques sur quelques Mellifères solitaires. *Bull. Sc. France et Belgique*, vol. XL, p. 281-439, 52 fig., 3 pl.

1899. SEURAT (L.-G.). — Contribution à l'étude des Hyménoptères entomophages. *Ann. Sc. Nat. Zool.* (8), vol. X.

1911. STENDELL (W.). — Ueber Drüsenzellen bei Lepidopteren. *Zool. Anz.*, Bd. XXXVIII, p. 582-585.

1912. STENDELL (W.). — Beiträge zur Kenntnis der Œnocyten von *Ephestia kuehniella* Zeller., *Zeitsch. f. wiss. Zool.*, Bd. CII, Heft. 1, p. 136.

1882. TICHOMIROW (A.). — Die Entwicklungsgeschichte des Seidenspinners. (*Bombyx mori* L.) im Ei. *Nachrichten d. K. Gesellsch. Freunde d, Naturwissensch. Anthropol. und Ethnographie*, Bd. XXXII, Lief. 4, Mosckau.

1911. TOBLER (G.). — Zur Bildung des Lycopins und über Beziehungen zwischen Farb-und Speicherstoffen bei *Daucus. Ber. d. deutsch. bot. Ges.*, 1912.

1900. VANEY (G.). — Contribution à l'étude des phénomènes de métamorphose chez les Diptères. *C. R. Acad. Sc.*, t. CXXXI.

1902. VANEY (G.). — Contribution à l'étude des larves et des métamorphoses des Diptères. *Ann. de l'Univer. de Lyon*, nouv. série, I, *Sc. med.* fasc. 9.

1890. VERSON. — Zur Biologie der Zelle. *Zool. Anz.*, Bd. XIII, p. 91-92, 6 text. fig.

1892. VERSON. — Postlarvale Neubildung von Zelldrüsen beim Seidenspinner. *Zool. Anz.*, Bd. XV, p. 216-217.

1892. VERSON. — Note sur une série de nouveaux organes excréteurs, découverts dans le *Bombyx mori. Arch. ital. de Biol.*, t. XVIII.

1892. VERSON. — Altre cellule glandulari (epigastriche) di origine post-larvale. *Ricerche Anat.*, *Staz. Bacol.*, Padova, vol. VII.

1900. VERSON. — Beiträg zur Œnocyten Litteratur. *Zool. Anz.*, Bd. XXIII.

1911. VERSON. — Zur Kenntniss der Drüsenzellen (sogennante innerer Secretion) welche in den Blutlacunen der Insekten vorkommen. *Zool. Anz.*, Bd. XXXVIII, p. 295-301.

1891. VERSON E E. BISSON. — Cellule glandulari ipostigmatische nel *Bombyx mori. Publ. R. Stazione Bacologica di Padova*, vol. VI.

1882. VIALLANES (H.). — Histologie et développement des Insectes. *Ann. des Sc. nat. Zool.*, série 6, t. XIV, Paris.

1912. WAHL. — L'industrie des matières colorantes organiques. In *Encyclopédie scientifique*, Paris.

1906. WEISSENBERG (R.). — Ueber Œnocyten von *Torymus nigricornis* Boh. mit besonderer Berücksichtigung der Metamorphose. *Zool. Jahrb. Anat.*, Bd. XXIII, p. 231-268, 1 tabl.

1889. WHEELER (W.-M.). — The embryologie of *Blatta germanica* and *Doryphora decemlineata. Journ. Morphol.*. vol. X.

1889. WEELHER (W.-H.). — Ueber drüsenartige gebilde im ersten Abdominalsegment der Hemipterenembryonen. *Zool. Anz.*, Bd. XII.

1892. WEELHER (W.-H.). — Concerning the Blood-tissu of Insects. *Psyche VI*.

1883. WIELOWIEJSKI (H. VON). — Ueber den Fettkörper von *Corethra plumicornis* und seine Entwicklung. *Zool. Anz.*, 6 Jahrg.

1886. WIELOWIEJSKI (H.-W.). — Ueber das Blutgewebe der Insekten. Eine Vorläufe Mitteilung. *Zeitschr. f. wiss. Zool.* Bd. XLIII.

1811. WILSON (P. GEE). — The Œnocytes of *Platyphylax designatus* Walker. *Biological Bull.*, vol. XXI.

Explications des planches.

Planche I.

(Tous les dessins ont été effectués d'après les cellules vivantes.)

Fig. 1. — Cérodécyte de la larve de *Phytomyza sp.* vivant sur l'Hépatique trilobée; la cellule est chargée de cristaux de cire (× 780).

Fig. 2. — Cérodécytes de la larve d'*Aphodius fossor* L., après ingestion d'huile d'olive mélangée à des excréments de Vache; remarquer la présence des fins grains de sécrétion (*s*) qui se sont formés, et des vacuoles à contenu granuleux (*g*). (*n*) noyau (× 820).

Fig. 3. — Cérodécytes de la même larve d'*Aphodius* à l'état normal, sans ingestion d'huile d'olive; on voit dans chaque cellule quelques vacuoles à contenu incolore (× 820).

Fig. 4. — Artéfact produit dans un cérodécyte (*cé*) de la larve de *Cionus olens* Fabr., sous l'influence d'une température de 55° environ; on voit la cire s'échapper de la cellule sous la forme de filaments (f^1, f^2, f^3) plus ou moins gros. (*ca*) cellule adipeuse (× 780).

Fig. 5. — Cérodécyte d'imago de *Musca domestica* L. venant d'éclore. Le protoplasme est finement granuleux. De chaque côté du cérodécyte se trouvent deux cellules adipeuses.

Fig. 6 et 7. — Cérodécytes d'imago de *Musca domestica* L. plus âgée; on y remarque soit la présence de vacuoles incolores (6), soit la présence de grains réfringents (7) (× 1080).

Fig. 8 et 9. — Cérodécyte de *Staphylinus fossor* Scop. (imago) montrant l'aspect granuleux et radié du protoplasme *in vivo*. Fig. 8. (× 430); fig. 9, (× 780).

Fig. 10. — Cérodécyte de la larve du *Cantharis* (*Telephorus*) *rusticus* Fall., montrant à sa surface les ramifications des trachées et de leurs cellules à granulations. (× 550).

Fig. 11 et 13. — Cérodécytes d'imago de *Cetonia aurata* L., prises sur des Chardons après plusieurs jours de froid; les cellules sont chargées de grains (*g*) pigmentés jaunes et (fig. 13) de quelques cristaux incolores (*c*) de cire (× 780).

Fig. 12. — Cérodécytes du même Insecte après ingestion de substances grasses; les grains pigmentés de même que les cristaux de cire sont disparus sauf dans une des trois cellules représentées. Il s'est formé à leur place une multitude de fins grains de sécrétion. Comparez cette figure avec la figure 2. (× 780).

Fig. 14. — Aspect mitochondrial des grains de sécrétion observé chez un cérodécyte de jeune chenille de *Vanessa Io* L.; nombreuses vacuoles à contenu incolore (× 550).

Fig. 15. — Cérodécyte plus âgé de la chenille de *Vanessa Io*, L.; on voit comprimés vers l'ectoplasme les produits (*p* et *p'*) accumulés dans la cellule; nombreux grains de pigments à la périphérie de la cellule (× 550).

Planche II.

(Dessins effectués in vivo; coloration naturelle des cérodécytes.)

Fig. 16. — Cérodécytes agglomérés de *Feronia ruficollis* Marsh. — Dans chaque cérodécyte se voient de fins grains de sécrétion incolores en même temps que des granulations pigmentées en jaune ou en brun (Chambre cl. × 360).

Fig. 17. — Cérodécytes (*cé*) et cellules adipeuses (*ca*) d'imago de *Musca domestica* L. (types des cérodécytes intercalés aux cellules adipeuses). Les cérodécytes à 2 noyaux présentent des grains pigmentés, stade qui suit celui représenté à la figure 7; (*tr*) trachées (C cl. × 430).

Fig. 18. — Cellules adipeuses de *Bombus hortorum* L., avec cérodécytes accolés; présence de grains pigmentés et incolores dans le protoplasme (C. cl. × 550).

Fig. 19. — Cérodécyte pigmenté d'imago de *Cicindella sylvatica* L., accolé et enfoncé dans une cellule adipeuse; le noyau de la cellule adipeuse n'est pas visible *in vivo* (C. cl. × 430).

Fig. 20. — Grappes de cérodécytes pigmentés et de cellules adipeuses incolores d'imago de *Philonthus sanguinolentus* Grav.; cellules adipeuses (*ca*) et cérodécytes (*cé*) reçoivent leurs trachées du même tronc trachéen (*tr*). (C. cl. × 430).

Fig. 21. — Groupement autour d'un même tronc trachéen des cérodécytes et des cellules adipeuses de *Bombus sylvestris* Fabr.; les cérodécytes sont le plus souvent fixés aux cellules adipeuses comme chez *Bombus hortorum* L. (fig. 18) (C. cl. × 430).

Fig. 22. — Cérodécyte pigmenté infiltré dans la masse des cellules adipeuses de *Carabus violaceus* L. (C. cl. × 430).

Planche III.

(Tous les dessins ont été effectués in vivo.)

Fig. 23. — Cérodécyte de *Philonthus sanguinolentus* Grav., dont les grains pigmentés sont colorés en bleu verdâtre par le bleu de méthylène ingéré avec les aliments (C. cl. × 1080).

Fig. 24. — Même cellule après ingestion de rouge neutre; les grains pigmentés jaunes se sont colorés en rouge par dissolution du rouge neutre dans les substances lipoïdes du grain pigmenté (voir la cellule à l'état normal, fig. 42) (C. cl. × 1080).

Fig. 25. — Cérodécytes d'imago de *Scatophaga merdaria* Fabr., formant un syncytium dont la masse totale est sphérique; les noyaux sont représentés par des taches claires; au centre, on voit de nombreux cristaux de cire (C. cl. × 780).

Fig. 26 et 27. — Coloration de cérodécytes de la larve d'*Aphodius fossor*

après ingestion de rouge neutre; quelques grains sont colorés en rouge, certaines vacuoles présentent un corpuscule en croissant retenant davantage le rouge neutre (C. Cl. × 430).

FIG. 28. — Cérodécyte d'imago de *Cionus olens* Fabr., enfoncé dans une cellule adipeuse dont le noyau n'est pas visible *in vivo*. Le pigment du cérodécyte est vert chez cet Insecte, alors que le pigment de la graisse est jaune. (C. Cl. × 550).

FIG. 29. — Cérodécyte d'une chenille de *Vanessa urticæ* L., le cinquième jour après la formation de la nymphe, traité par la solution iodo-iodurée; les pigments se sont teints en bleu, le glycogène en brun acajou (× 820).

FIG. 30. — Cérodécyte de larve de *Nematus Valisnieri* Hlg; après ingestion de rouge neutre les grains pigmentés jaunes se sont colorés en rouge; le protoplasme incolore s'est légèrement teinté en jaune, ce qui indique que la réaction du protoplasme est légère (C. Cl. × 550).

FIG. 31. — Cérodécyte de la larve de *Phytonomus arator* L., montrant des cristaux incolores de cire (*a*), et des cristaux colorés en rouge (*b*) par un carotinoïde (?) (C. cl. × 550).

FIG. 32. — Cérodécyte d'imago de *Decticus verrucivorus* L., dans le protoplasme incolore se voient des grains incolores de sécrétion, et des grains pigmentés tantôt en jaune, tantôt en rouge naturellement; à remarquer également la présence des cristaux incolores de cire (C. cl. × 420).

FIG. 33. — Cérodécyte de chenille du *Vanessa urticæ* L., avant la métamorphose, montrant dans le protoplasme incolore, les grains pigmentés en jaune — ceux qui se colorent en bleu par l'iode ioduré — et les cristaux incolores de cire (C. Cl. × 550).

FIG. 34. — Le cérodécyte de chenille de *Venessa urticæ* avant la métamorphose est coloré par la solution iodo-iodurée; on voit que le pigment (× 550) et le glycogène sont en plus grande abondance que dans la fig. 29 (× 550).

FIG. 35. — Cérodécyte de *Musca domestica* L. (imago), présentant un précipité brun granuleux obtenu par l'action *in vitro* d'une solution aqueuse très étendue de brun Bismarck. (C. cl. × 1080).

La figure 5 (Pl. I) montre ce même cérodécyte avant l'action du brun Bismarck.

FIG. 36. — Cérodécytes groupés chez la chenille de *Luperina matura* Hufn. (C. cl. × 325).

FIG. 37. — Cérodécyte de *Geotrupes stercorarius* Latr. : le pigment se présente sous la forme de granulations arrondies situées à la surface de la cellule (C. cl. × 600).

FIG. 38. — Groupe de cérodécytes d'imago d'*Aphodius prodromus* Latr. (C. cl. × 360).

On voit : *a*) cérodécyte dont le protoplasme est imprégné d'un pigment jaune; *b*) cérodécyte où le pigment commence à devenir figuré sous la forme de grains, plus gros en *c* et *d*; dans cette dernière cellule le protoplasme est complètement incolore; en *e* la cellule présente peu de grains pigmentés *p*), quelques grains réfringents (*g*) et de rares cristaux incolores.

FIG. 39. — Cérodécyte de *Grapholita sp.* vivant dans le Pois. — Gerbes de cristaux de cire (× 550).

FIG. 40. — Cellule adipeuse d'imago de *Timarcha tenebricosa* Fabr., après un jeûne prolongé, chargée de granulations pigmentaires et de cristaux de lipochrome; un cérodécyte accolé montre des grains pigmentaires anguleux colorés en vert. Remarquer ici que le colorant des cérodécytes n'est pas le même que celui de la cellule adipeuse (C. cl. × 595).

FIG. 41. — Cérodécyte d'imago de *Phryganea striata* L., gonflé de produits accumulés pendant la métamorphose. Le cérodécyte est coloré d'une façon diffuse par le pigment; le protoplasme est chargé de fins grains incolores de sécrétion (C. cl. × 450).

FIG. 42. — Cérodécytes de *Philonthus sanguinolentus* Grav., *in vivo*; nombreux grains pigmentés en jaune; ce sont ces grains qui se colorent en bleu ou en rouge par le bleu de méthylène ou le rouge neutre ingéré (voir fig. 23 et 24, Pl. III.) (C. cl. × 1080).

PLANCHE IV.

(Toutes les cellules ont été fixées par le mélange chromo-cuprique + formol picro-acétique; coloration par la méthode des quatre colorants électifs.)

FIG. 43. — Cérodécyte de la larve de *Cionus olens* Fabr.; chromatine déposée sous la forme de petits grains sur des filaments de linine très fins; quelques nucléoles à contours irréguliers; protoplasme vacuolaire; pénétration et terminaison intracytoplasmiques des trachéoles; ectoplasme nettement différencié. (C. cl. × 820).

FIG. 44. — Cérodécyte de larve de *Chironomus*; cette cellule fait partie du groupe des 4 « œnocytes » de Wielowiejski. On voit tout autour du noyau certaines masses colorées en bleu grisâtre par l'hématéine, le nucléole commence à se diviser; le protoplasme est basophile, mais présente quelques inclusions mal limitées, situées à la périphérie de la cellule et qui se colorent par l'orange (× 780).

FIG. 45. — Le « cinquième œnocyte à deux noyaux » de Wielowiejski dans la larve de Chironome; cette cellule n'est pas un « œnocyte » au sens de Wielowiejski. C'est une glande formée par deux cellules distinctes; l'une petite a son protoplasme fortement basophile (coloré en gris ardoisé par l'hématéine), l'autre grande, volumineuse a un protoplasme se colorant fortement en vert; de nombreuses vacuoles s'y remarquent dont le contenu a été dissous; il persiste quelques rares granulations plus ou moins volumineuses prenant le Lichtgrün.

Les noyaux ont une structure semblable, comparable à celle des noyaux des glandes salivaires de la larve du Chironome; remarquer que cette structure nucléaire n'est pas comparable à celle du cérodécyte vrai (fig. 44) du même Insecte (× 780).

FIG. 46. — Cérodécyte de la nymphe de *Phryganea striata* L. Le noyau de la cellule est ramifié; dans le protoplasme, on voit des produits accumulés non entièrement dissous par les réactifs et qui se sont colorés en violacé par le Magentaroth. (× 780).

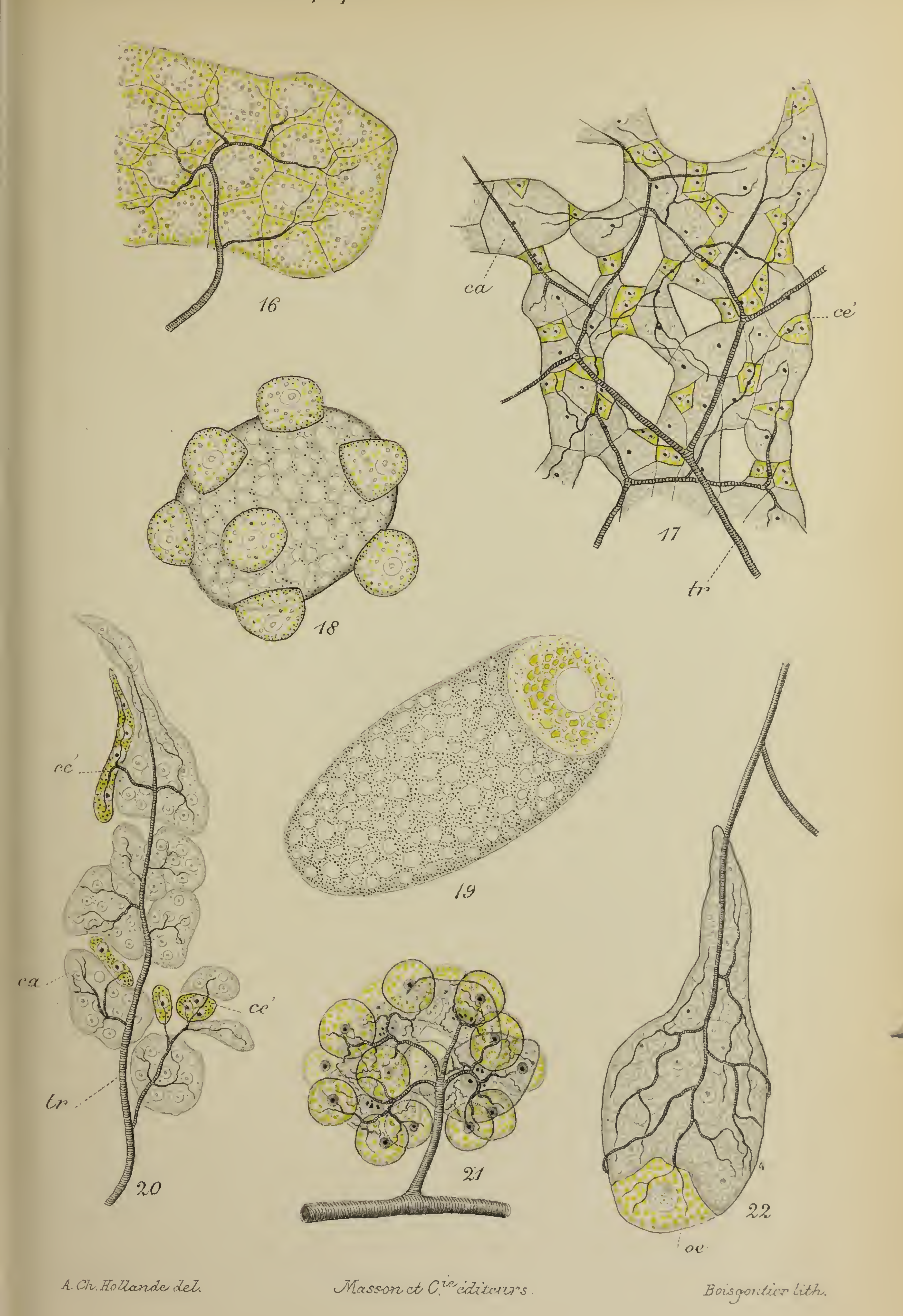
FIG. 47. — Cérodécyte de *Nematus perspicillaris* Hartig. — Noyau en dégénérescence; quelques inclusions très acidophiles ayant retenu le Magentaroth; le protoplasme teinté en gris verdâtre montre très bien conservées les places occupées par les cristaux de cire dissous par les réactifs (C. cl. × 780).

FIG 48. — Cérodécyte de la larve de *Cantharis* (*Telephorus*) *rusticus* Fall. — Noyau très riche en nucléoles; tout autour du noyau des granulations angulaires colorées en rouge foncé par l'orange G; la zone ectoplasmique est teintée en bleu grisâtre par l'hématéine. (C. Cl. × 780).

A. Ch. Hollande del. Masson et C.ie éditeurs. Boisgontier lith.

Imp. L. Lafontaine, Paris.

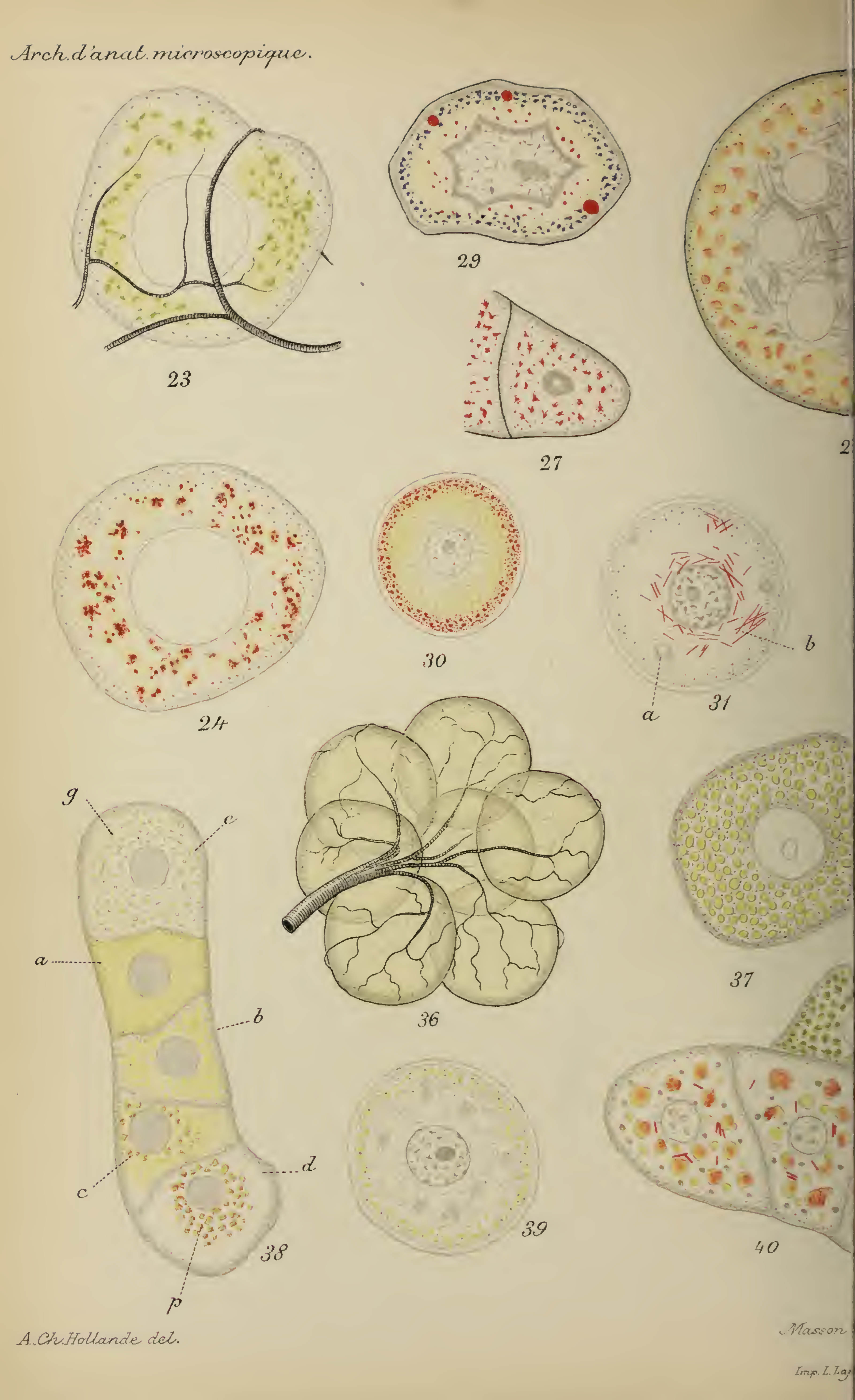




A. Ch. Hollande del. Masson et C.ie éditeurs. Boisgontier lith.

Imp. L. Lafontaine, Paris.

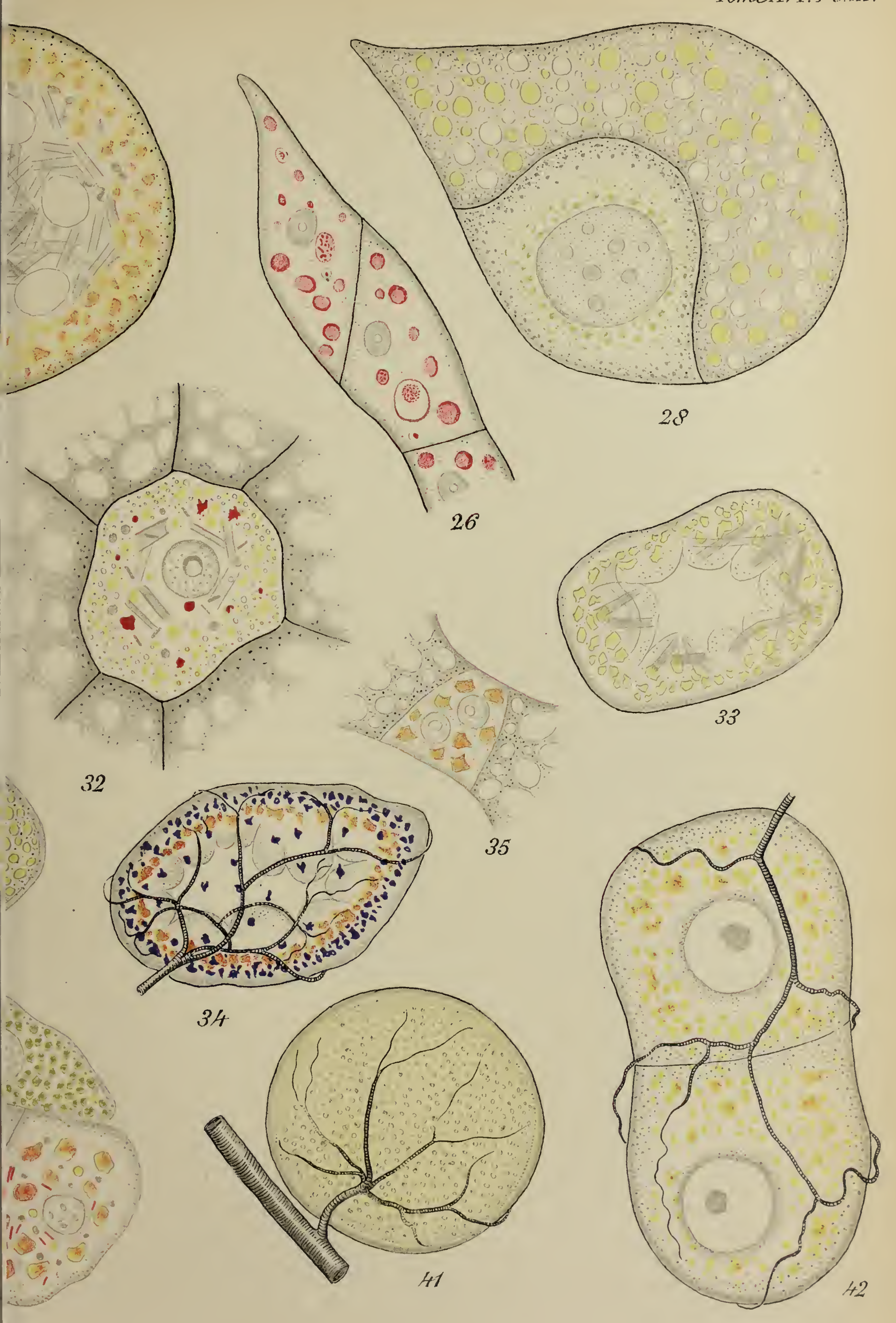




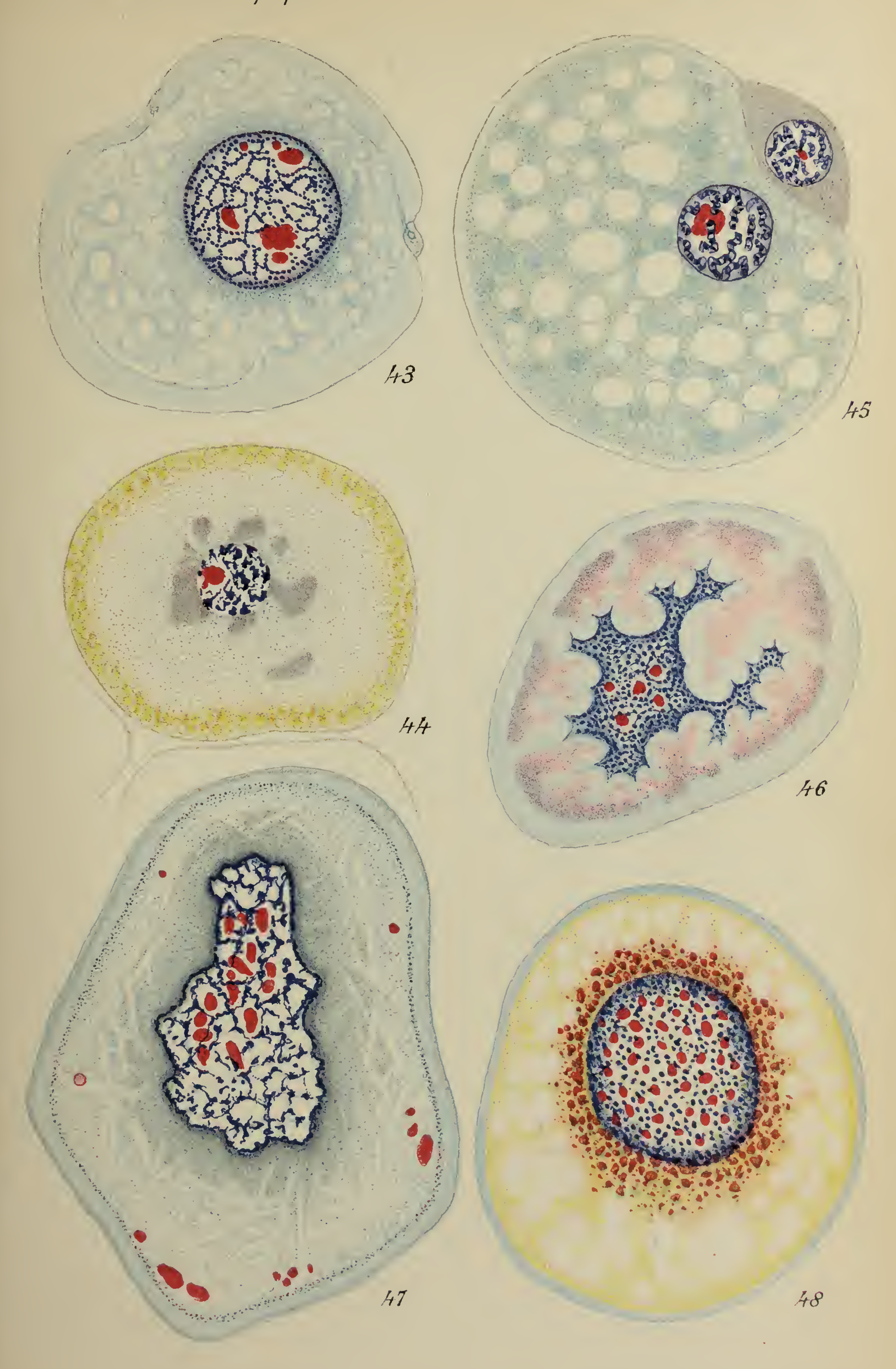
A. Ch. Hollande del.

Masson

Imp. L. La


28
26
32
33
35
34
41
42





A. Ch. Hollande del. Masson et Cie éditeurs. Boisgontier lith.

Imp. L. Lafontaine, Paris.

LA

STRUCTURE LAMELLEUSE DU TISSU CONJONCTIF LACHE CHEZ LA TORPILLE

Par E. LAGUESSE
Professeur d'Histologie à la Faculté de médecine de Lille.

Planches V et VI.

INTRODUCTION ET HISTORIQUE

Bichat décrivait le tissu conjonctif lâche, qu'il appelait tissu cellulaire, comme formé d'un assemblage « de filaments et de lames blanchâtres, mous, entrelacés et entre-croisés en divers sens, laissant entre eux divers espaces communiquant ensemble, plus ou moins irréguliers ». Et **Charles Robin** se basait sur cet aspect pour tenter de lui imposer le nom de *tissu lamineux*, qui n'a pas prévalu. De fait, personne n'a jamais nié cette apparence lamelleuse du tissu conjonctif lâche sous-cutané par exemple, pris comme type, apparence accusée surtout par l'insufflation. Mais la description de **Ranvier** à l'aide du procédé de la boule d'œdème artificiel, qui la fait disparaître complètement ou à peu près complètement, l'a fait considérer comme une apparence trompeuse. Les lames qu'on trouve à la dissection ou après insufflation ne seraient pas préexistantes, mais seraient des formations artificielles, des dispositions accidentelles prises par le tissu connectif sous l'influence d'actions mécaniques [1]. La plupart des histologistes se rangèrent à cette opinion.

1. C'est surtout **Renaut**, son élève, qui, dans son Histologie, a insisté sur ce

Pourtant, en 1873, **Axel Key** et **Retzius** [1] développaient des idées tout à fait différentes. Étudiant les travées sous-arachnoïdiennes, ils trouvaient les plus fines d'entre elles constituées par une simple fibre conjonctive (faisceau de fibrilles) revêtue d'une gaine cellulaire endothéliale continue, décomposable par la nitratation en territoires cellulaires bien nets. Ailleurs ces travées, se groupant sur un même plan, s'entre-croisent, échangent des fibrilles, forment en un mot des membranes plus ou moins larges, qui resteraient à l'état de simple treillis si le revêtement endothélial, en s'étalant à leur surface, ne tendait à obturer de son souple vernis les espaces interfibrillaires et interfasciculaires. Là où cette tendance est le moins marquée les membranes restent largement fenêtrées; qu'elle s'accentue, et nous avons sous les yeux des membranes simplement trouées ou absolument continues : on trouve tous les intermédiaires. C'est là, ajoutent de suite **Axel Key et Retzius**, la clef de bien des difficultés de la question du tissu conjonctif; et nous avons devant nous « le prototype de la constitution trabéculaire et membraneuse du tissu conjonctif, bien plus générale qu'on ne l'a admis jusqu'ici, comme on va le voir par la suite ». Et, de fait, ils la retrouvent non seulement dans l'arachnoïde et dans la pie-mère, non seulement dans la gaine des faisceaux du sys-

point. **Ranvier** lui-même, malgré sa description classique de la boule d'œdème, qui semble ruiner la conception lamellaire, n'y est pas aussi opposé qu'il le paraît tout d'abord. Il lui échappe en effet de dire (*Leçons sur le Système musculaire* (**21**), 1880, p. 18) : « Le tissu conjonctif est formé non de cellules [au sens de logettes] mais de filaments et de lames entre-croisées de diverses façons. » Il s'agit bien entendu ici pour lui de lames sans substance amorphe, de simples nappes de fibres. Mais il n'y revient guère, et ne s'explique pas davantage à ce sujet. Pourtant dans ses *Leçons sur l'histologie du système nerveux* (**22**), 1878, p. 217, il décrit de nouveau les couches les plus profondes du tissu conjonctif péri-fasciculaire, immédiatement autour du périnèvre, comme formées de lamelles, et présentant ainsi une transition entre la forme lâche et la forme modelée. Et pour accentuer l'importance de ces dispositions intermédiaires il ajoute (p. 221) qu' « il n'y a pas de différence fondamentale » entre ces deux formes ». « Le tissu conjonctif lâche, en effet, prend la forme membraneuse au contact des organes qui y sont plongés et qui y éprouvent des mouvements. » « La transformation du tissu diffus en tissu lamelleux est déterminée par les mouvements mêmes des organes autour desquels nous voyons ces gaines se produire »; et il cite comme exemple le tissu péritendineux. Comment se fait-il que, dans ces dispositions d'esprit, il se soit refusé à reconnaître l'existence des lamelles entre les faisceaux musculaires striés, qui pourtant sont sans cesse appelés à glisser l'un sur l'autre? entre la peau et l'aponévrose, séparés par un véritable organe de glissement?

tème nerveux périphérique [1]; mais ils croient l'apercevoir au delà, dans le tissu conjonctif lâche. C'est ainsi qu'ils la poursuivent dans l'endonèvre (tissu intrafasciculaire), et particulièrement autour de ses vaisseaux, disposition, disent-ils, très générale, et qu'on retrouve en bien d'autres points du corps. De même, immédiatement en dehors du périnèvre, ils décrivent et figurent la structure lamelleuse des premières couches de l'épinèvre (tissu conjonctif interfasciculaire) ; ils la retrouvent tout à la périphérie du nerf, le tissu intermédiaire étant moins régulier, chargé de graisse, riche en fines travées, mais qui appartiennent aussi en majorité à des lamelles plus ou moins nettes. Enfin les auteurs suédois nous disent en note qu'ils ont étendu ces recherches aux nappes de tissu conjonctif lâche sous-cutané et qu'ils y ont retrouvé la même structure essentielle, c'est-à-dire qu'elles sont formées d'une série d'expansions lamelleuses fibrillaires superposées, recouvertes des mêmes couches de cellules superficielles (*Haütchenzellen*). Ils en donnent une bonne figure; mais ici ils ne parlent plus de nitratation, et il est assez peu vraisemblable [2], d'après ce que nous savons aujourd'hui, qu'ils aient cherché et trouvé en ces points le dessin endothéliforme régulier. Sur ce point donc tout au moins leur généralisation a été trop loin. Quoi qu'il en soit, voici d'après eux la lamelle conjonctive, simple apparence pour la plupart des autres auteurs, presque élevée à la dignité de membrane séreuse recouverte d'endothélium sur ses deux faces.

L'année suivante (1874) **Lœwe** [2] partait de cette description un peu succincte du tissu conjonctif pour la reprendre, la généraliser et la codifier. Il proclamait le *Haütchenprincip*, et concluait que « le type du tissu conjonctif est non représenté par la fibre, mais par la membrane [3] ». Toutes les lacunes du tissu sont de véritables petites séreuses. Plus tard (1877) [3], il revient un peu en arrière, et dit qu'il n'a pas voulu nier l'existence de

1. Ils l'avaient décrite en ce point dans un premier mémoire datant de 1872, devancés d'ailleurs de quelques mois par un mémoire de **Ranvier** (1872). **Hoyer** (1865), **Wiensky** (1868), avaient déjà signalé sur les faisceaux l'existence de couches endothéliales superposées.

2. Nous n'avons pu prendre connaissance de leur grand travail plus détaillé paru en 1876.

3. Nous n'avons pu trouver le travail original.

formations non membraneuses telles que filaments, travées, réseaux, masses compactes d'une certaine étendue, mais dire seulement que le tissu est fissuré de fentes parallèles. Quant aux lacunes, ajoute-t-il, il a été trop loin; les véritables séreuses seules ont un endothélium, mais elles en manquent au début, et par conséquent il n'existe pas de limites tranchées entre ces deux ordres de formation.

Cette retraite semble en bonne partie due à la publication d'un travail de **Flemming** (1876) [4], qui donne une note assez différente de celle de **Key et Retzius**. **Flemming** isole et dessine des lamelles (un peu vagues) dans le tissu sous-cutané du Rat. D'autre part, dans le même tissu chez le Lapin, à l'aide d'injections interstitielles de gélatine nitratée, il s'est convaincu de la présence, au voisinage des vaisseaux, de fentes ou d'espaces lacuneux mais non tapissés d'endothélium, limités par des « travées aplaties » et dont l'ensemble donne l'impression plutôt d'un tissu spongieux que d'un tissu membraneux. Il en conclut à l'existence d'un feutrage de « lamelles ou travées » séparées par des fentes, et recouvertes d'un revêtement protoplasmique nucléé continu, non individualisé en territoires cellulaires. Avec lui la membrane perd donc beaucoup de l'importance exceptionnelle qu'elle avait gagnée avec **Key et Retzius**, mais en revanche il y introduit, sous le nom de *Kittsubstanz*, un élément qui avait échappé aux auteurs suédois (sauf au niveau de la limitante pie-mérienne) : la substance amorphe. Pour lui, travées et lamelles sont constituées par trois facteurs (*Gewebsfactoren*) : les fibrilles, le revêtement cellulaire, la substance cimentante. Cette dernière est le lien commun qui réunit entre elles les fibrilles dans le faisceau, les fibres les unes aux autres, et le tout aux cellules superficielles, et cela de façon si intime, sans limites visibles, que l'ensemble mériterait le nom de *Syncytium*. Les trois éléments d'ailleurs ont une origine commune, comme l'a montré récemment **Gœtte** (1874) [5] [1]. Dans les espaces lymphatiques la différenciation va plus loin, le revêtement protoplasmique se segmentant secondairement en territoires cellulaires nitratables.

1. Nous y reviendrons.

Flemming, qui se garde d'ailleurs de toute généralisation, restreint donc (un peu trop, nous semble-t-il) le rôle de la lamelle dans l'architecture du conjonctif. Au point de vue structural deux idées dominent son mémoire : la présence sur les lamelles et travées d'un revêtement cellulaire continu non individualisé en cellules; l'existence dans leur intérieur d'une substance amorphe (mais en petite quantité).

La première de ces conceptions a perdu beaucoup de son intérêt aujourd'hui où personne ne songe plus à la soutenir. Pour la comprendre il faut se reporter à l'époque où elle fut émise. Les endothéliums étaient connus et étudiés à l'aide du nitrate d'argent depuis peu de temps; chaque jour on découvrait quelque disposition endothéliforme nouvelle, et l'on avait tout lieu de croire qu'on en découvrirait davantage encore. **Axel Key et Retzius**, qui avaient décrit avec soin leur existence dans les enveloppes du système nerveux, étaient donc tout naturellement portés à les étendre sur les lamelles analogues qu'ils trouvaient au delà. **Ranvier**, pour faire accepter sa conception des cellules plates éparses à la surface des fibres conjonctives, se croyait obligé de les présenter comme un endothélium discontinu tapissant des espaces lymphatiques. **Flemming** enfin prenait en quelque sorte le milieu entre ces deux opinions, en acceptant un revêtement continu mais non divisé en territoires cellulaires nitratables. Ceci n'a plus qu'une importance historique.

La seconde conception au contraire, celle de l'existence d'une substance amorphe plus ou moins dense dans la trame des lamelles, nous semble gagner chaque jour en importance, et cela surtout depuis que, avec les travaux de **Retterer**, de **Hansen**, de **Mall**, de **Studnicka**[1], une autre tendance est venue dominer la question du tissu conjonctif, la tendance à la réhabilitation de la substance amorphe, reliée plus intimement à la cellule, et constituée par des sortes d'exoplasmes fusionnés.

La substance amorphe fut à un moment donné considérée comme quelque chose de fort peu intéressant, et **Weigert** (1896)

1. Nous y avons apporté nous-même notre concours depuis 1903.

alla jusqu'à en faire une substance inerte, sans vie, due à un « processus catabiotique ». Mais ce n'était pas l'avis de tous, et notre maître **Georges Pouchet**, suivant en cela d'ailleurs **Ch. Robin** (*Leçons sur les humeurs*), aimait à parler des « substances amorphes vivantes ». Dans leur *Précis d'histologie*, **G. Pouchet et Tourneux** (1878) [7] emploient plusieurs fois ce mot, et ils n'hésitent pas (p. 3) à étendre le mouvement vital à certains des liquides organiques eux-mêmes[1]. En combattant vivement plus tard (1896) [8] les idées de **Weigert**, et surtout en unissant dès 1876 dans une sorte de commun *syncytium* fibrilles, substance amorphe (*Kittsubstanz*) et revêtement cellulaire, **Flemming** se révèle ici comme un précurseur, et il n'y a pas fort loin de sa conception à celle de la *Gesammtzelle* de **Studnicka** [23].

Depuis l'époque où parurent les travaux d'**Axel Key** et **Retzius**, de **Lœwe**, de **Flemming**, le silence semble s'être fait peu à peu sur les lamelles conjonctives, dont on parle de moins en moins, sinon dans une variété spéciale du tissu (variété lamelleuse de **Ranvier** dans le périnèvre). Deux opinions règnent sur la substance amorphe conjonctive : les uns en remplissent tous les vides, les autres semblent la supprimer. La première opinion prédomine d'abord en Allemagne où l'on continue à considérer l'ensemble de cette substance comme assez solide, et où l'on y creuse simplement les lacunes et canaux du suc. La seconde s'impose en France par les travaux de **Ranvier**, et tend peu à peu à triompher partout. Or, pour **Ranvier**, la substance amorphe existante chez l'embryon doit être transformée à peu près tout entière en fibres au cours du développement, à l'exception des membranes vitrées sous-épithéliales. Entre ces deux manières de voir, si différentes à première vue, l'opposition est pourtant moins tranchée qu'on ne pourrait le croire, puisque **Ranvier** remplit de lymphe liquide les interstices de son tissu. Tout le monde admet donc au fond l'existence d'une

1. « On peut rencontrer des liquides où le même mouvement nutritif s'accomplit, et qui sont par conséquent vivants. » **Retterer** (*Journal de l'Anatomie*, 1913, p. 81) a récemment repris ces idées à propos de la lymphe, et cite un mot très net de **Ch. Robin** : « Le plasma de la lymphe est doué de la vie... » (*Leçons sur les humeurs*, 2e édition, 1874, p. 297.)

certaine quantité de substance amorphe dans les interstices du tissu conjonctif lâche adulte, mais pour les uns cette substance est complètement liquide et constitue ou la lymphe tout court, ou une sorte de lymphe interstitielle conjonctive, pour les autres elle est plus ou moins gélatineuse, plus ou moins solide, et chacun sait même qu'elle peut selon les points revêtir l'un ou l'autre de ces états, puisque tout le monde admet au moins l'existence de membranes basales plus solides et plus denses.

Nous ne pouvons nous attarder à discuter ici jusqu'à quel point ces diverses variétés se relient l'une à l'autre, et si elles ont une commune origine. Bien des opinions ont été émises à ce sujet, sur lequel nous aurons à revenir un jour. Provisoirement, nous ne nous occuperons que d'une seule de ces variétés de substance amorphe, de celle qui ne se présente ni sous l'aspect d'un liquide, ni sous celui d'une gelée tremblotante, mais qui mérite, par comparaison au moins avec ces deux premières variétés, le nom de solide, c'est-à-dire dont la cohésion et la résistance sont assez grandes pour qu'elle puisse persister en certains points à l'état durable de minces membranes.

Tout le monde, nous pouvons le répéter, admet son existence dans les membranes basales sous-épithéliales (avec ce correctif que certains auteurs récents trouvent que le nom d'amorphe lui convient mal et qu'on peut y déceler une certaine structure : c'est encore un point sur lequel il faudra plus tard revenir), mais ne peut-on la retrouver ailleurs, malgré le discrédit dans lequel elle est tombée? D'autre part les lamelles du conjonctif lâche, qui paraissent si évidentes par la simple dissection, par l'insufflation, sont-elles toujours des formations aussi artificielles qu'on l'admet en général malgré les descriptions de **Key** et **Retzius**, **Lœwe** et **Flemming**[1]?

Ce sont deux questions qui revenaient fréquemment à notre esprit, lorsque le hasard nous mit entre les mains un objet favorable, et nous conduisit à les aborder plus directement. Au

1. Certains auteurs, sans insister sur leur structure, continuent pourtant de signaler des lamelles en certains points; nous citerons, par exemple, **Soulié** dans l'*Anatomie* de **Poirier et Charpy** (16), qui en signale dans les voies biliaires.

cours de recherches expérimentales sur le mécanisme de la sécrétion dans le pancréas, de 1897 à 1901, nous avions eu fréquemment à gaver à heure fixe des Salamandres ou des Grenouilles avec de la viande de Cheval, prise de préférence dans le psoas, muscle pauvre en tissu conjonctif. Nous avions été frappé de voir avec quelle facilité, en écartant simplement les uns des autres les faisceaux musculaires, on met ici en évidence par la dissection une dentelle de minces membranules unissantes, découpées, fenêtrées par places, ailleurs continues. Aussi, avons nous repris plus tard méthodiquement cette étude, et résumé les résultats obtenus dans deux notes, l'une à la *Société de Biologie* (1903) [9], l'autre à l'*Association des Anatomistes* (1904) [**10**]. Dans la dernière nous nous occupions également du tissu sous-cutané du Rat et du Chien[1]. En deux mots nous retrouvions, comme base de l'architecture du tissu conjonctif, un feutrage non seulement de filaments (fibres ou groupes de fibres) mais aussi de lamelles, continues ou ajourées. Mais d'une part tout revêtement cellulaire continu endothéliforme ou syncytial faisait défaut, d'autre part le corps même de la lamelle se trouvait représenté essentiellement et avant tout par une mince couche de substance fondamentale amorphe solide, dans l'épaisseur même de laquelle étaient incluses un plus ou moins grand nombre de fibres et fibrilles, rares en certains points, serrées en d'autres. Nous remettions donc en honneur la lamelle, mais en la comprenant d'une façon assez différente de celles de **Key** et **Retzius**, de **Lœwe**, de **Flemming** lui-même, qui relègue la substance amorphe au rôle de simple ciment (*Kittsubstanz*), et ne la fait entrer en ligne que sous la protection d'un manteau continu de protoplasme nucléé. Nous la comprenions d'une façon différente aussi de celle du parrain du tissu lamineux, **Ch. Robin**. En effet, ce n'est pas sans quelque surprise que nous trouvons dans les *Leçons sur les substances amorphes et les blastèmes* (1866) [**12**], p. 71, cette phrase : « Il n'existe pas de matière amorphe dans le tissu lamineux sous-cutané normal, ni

1. Nos recherches sur la capsule de la rate, publiées un peu antérieurement (**11**) venaient de nous montrer le rôle important de la substance amorphe en certains points. — Nous avons également décrit les lamelles dans le tissu interlobulaire du pancréas humain. (*Revue gén. d'Histologie*, fasc. V, p. 220.)

dans celui des intervalles musculaires; partout les éléments de ce tissu sont immédiatement contigus les uns aux autres sans matière particulière interposée à eux. » L'auteur l'admet au contraire « en petite quantité dans le derme », les chorions, etc. Évidemment **Ch. Robin** n'a eu sous les yeux que des lamelles de structure fibrillaire serrée, où la mince pellicule amorphe, très réduite en étendue, pouvait facilement échapper aux moyens colorants qu'il possédait alors.

Nous avons toujours pensé que seule l'histogenèse est capable de donner la solution de bien des problèmes. Il était donc indiqué, pour compléter nos recherches et les appuyer sur une base plus solide, de suivre le développement des lamelles. C'est ce que nous venions de commencer dès cette époque chez le Rat (*C. R. de la Soc. de Biologie*, 1904) [**13**] [1], quand nous fûmes interrompu par la nécessité de défendre et de compléter nos travaux antérieurs sur les îlots endocrines du pancréas; ce sont ces recherches que nous avons reprises récemment [**14**] et que nous continuons aujourd'hui.

En complétant la bibliographie, nous voyons que nous y avons été dans une certaine mesure devancé, dès 1873, par **Gœtte** [5] [2]. Suivant le développement du *Bombinator igneus*, il s'exprime ainsi à propos du tissu conjonctif (p. 406) : « Le tissu conjonctif fibrillaire prend naissance de cette façon : certains cordons cellulaires du réseau se fusionnent en de plus épaisses travées ou feuillets, dans lesquels disparaissent les individualités cellulaires [3]. De la masse ainsi formée par les corps des cellules proviennent des fibrilles conjonctives, auxquelles restent adjoints les noyaux libres qui forment les corpuscules propres du tissu conjonctif (*die eigentlichen Bindegewebskörperchen*). Tous les véritables éléments cellulaires du tissu conjonctif sont des éléments immigrés ultérieurement, qui ne rentrent pas dans la constitution du tissu, qui par

1. Nous avions également déjà abordé ce sujet au passage dans notre travail sur la capsule de la rate (1903), (**11**), p. 157 à 159 et fig, 16, Pl. V.

2. Nous n'avons pu vérifier encore dans son grand travail. Il ne donne ici qu'un assez court résumé.

3. Das fibrilläre Bindegewebe entsteht in der Weise, dass einige Zellenstränge des Netzwerkes zu stärkeren Balken oder Blättern verschmelzen, in denen die einzelnen Zellen untergehen.

conséquent ne lui appartiennent pas en propre. Les espaces intermédiaires (*Zwischenräume*) deviennent les espaces lymphatiques, qu'il faut distinguer des vaisseaux lymphatiques... » Toutes réserves faites sur la façon dont Gœtte comprenait à cette époque la genèse des fibrilles et la destinée des premières cellules, il ressort de ceci qu'il a bien constaté la présence de lamelles chez l'embryon, et leur formation par le fusionnement de cellules du réseau. C'est ce que, sans connaître ce passage, nous exprimions d'une façon peu différente dans notre note préliminaire [14] en disant que les lamelles « paraissent simplement dues à l'extension, au fusionnement et à la régularisation des larges expansions exoplasmiques différenciées par les cellules du mésenchyme primitif ». On remarquera que Gœtte ne parle pas de substance amorphe.

Dans un autre ordre d'idées, nous devons mentionner ici les données d'histologie comparée dues à Camillo Schneider [15] et qui se rapprochent par certains côtés de celles auxquelles nous sommes arrivé. Pour C. Schneider (1902) la *substance conjonctive* (*Bindesubstanz*) est une sorte de produit de sécrétion de la cellule. Elle se présente sous trois aspects différents : sous celui d'*enchyme*, sous celui de *substance fondamentale* (*Grundsubstanz*) et sous celui de *substance fibrillaire* (*Fasersubstanz*). L'enchyme est la forme primitive, aussi bien dans le développement phylogénétique que dans le développement ontogénétique. C'est une masse hyaline plus ou moins gélatineuse qu'aucune limite nette ne sépare de la lymphe (il s'agit surtout ici de l'hémolymphe des Invertébrés), sorte de *Bindesubstanz* elle aussi. La substance fondamentale, qui apparaîtrait secondairement aux dépens de l'enchyme, est en continuité avec lui et n'en représenterait qu'une densification, avec des transitions souvent insensibles (*Sycon*); elle est plus solide, et même chez les animaux les plus simples (*Sycon* : Spongiaire) constitue les membranes vitrées sous-épithéliales. Dans des groupes plus différenciés on la retrouve en outre sous forme de lamelles tingibles par la picro-fuchsine et unissant les prolongements cellulaires, lamelles qui peuvent être très ténues (*Dendrocœlum* : Turbellarié), ou plus compactes (*Tænia* : Cestode). Dans ce

dernier cas l'entre-croisement des lamelles détermine des espaces en forme de vacuoles ou de canaux où circule un enchyme liquide. En s'épaississant, la substance fondamentale engaine les fibres musculaires et tous les organes. Enfin la *substance fibrillaire* est constituée de fibrilles qui doivent se concevoir comme des condensations de la substance fondamentale, et qui restent reliées entre elles par une certaine quantité de cette substance, formant ainsi souvent encore des lamelles. On la trouve déjà chez certains Spongiaires (*Chondrosia*). D'ailleurs, on rencontre ici de nouveau tous les intermédiaires entre la substance fibrillaire et la substance fondamentale amorphe. Ainsi les lamelles des Cténophores (*Cydippe*) montrent une vague fibrillation, peu distincte, mais formant un feutrage serré. Dans tout le règne animal les fibrilles se distinguent par la même électivité (coloration en rouge) vis-à-vis de la picro-fuchsine; en revanche la propriété de donner de la gélatine par la coction manque chez les *Chondrosia* et beaucoup d'autres formes.

Ces données nous seront très précieuses, puisqu'elles montrent partout, dans le règne animal, la tendance à la formation de lamelles de substance amorphe, et l'union intime de certaines de ces lamelles aux prolongements cellulaires, bien que **C. Schneider** n'établisse pas entre l'un et l'autre le même lien génétique que nous. Il les retrouve du reste chez les Vertébrés, chez la larve de Salamandre par exemple, où, dit-il, les prolongements cellulaires paraissent développés surtout en surface, et unis entre eux par de fines membranes de substance fondamentale délimitant ainsi des espaces, mais des espaces communicants contenant un enchyme légèrement gélatineux (*Gallertartig*). Souvent on voit les fibres se dissocier en fibrilles qui « pâlissent peu à peu et semblent se perdre dans les délicates lamelles de substance fondamentale » qui complètent les mailles du réseau. Les fibrilles sont donc seulement des condensations de la substance fondamentale, qui est elle-même un produit de sécrétion (ou plus exactement de séparation : *Abscheidungsprodukt*) de la cellule conjonctive.

Il y a encore loin de ces petites lamelles amorphes de

Schneider aux vastes membranes que nous avons décrites un peu plus tard, et sur lesquelles nous reviendrons bientôt (et l'auteur allemand n'en parle plus dans le tissu conjonctif lâche sous-cutané du Chat, qu'il prend comme type de Mammifère), mais elles répondent bien à ce que nous avons observé à certaines périodes du développement.

Voyons maintenant comment ont été accueillies nos premières observations. Elles ont eu à vrai dire assez peu d'écho. Il est pourtant au moins deux auteurs qui y ont prêté une attention particulière, et ont confirmé dans une certaine mesure nos descriptions.

Le premier est **Merkel** [**17**], le second **Meves** [**18**].

Merkel, suivant le développement du tissu conjonctif, insiste tout particulièrement sur la membrane limitante amorphe, sous-épithéliale ou autre, qu'il propose d'appeler *Membrana terminans*. Il proclame son origine conjonctive, et cite à l'appui nos observations sur le développement de cette membrane dans la capsule de la rate des Sélaciens ; pourtant il admet que jamais l'intervention directe des cellules conjonctives n'est démontrable pour la former ou l'accroître. Le syncytium mésenchymateux sécrète une substance gélatineuse amorphe plus ou moins abondante (*scheidet eine amorphe Gallertsusbstanz aus*), qui s'infiltre partout et souvent loin de ses cellules d'origine ; partout où cette gelée vient en contact avec d'autres tissus (épithélial, musculaire, nerveux), elle engendre une *Membrana terminans* amorphe qui peut varier plus tard en composition, épaisseur et structure. Parlant de la genèse des fibrilles, il les fait dériver directement de la gelée ou de lamelles qui se séparent préalablement de celle-ci[1], et sont à rapprocher sinon à identifier avec la *terminans*. Ces formations lamellaires, dit-il ailleurs, « ont récemment attiré davantage l'attention (**Laguesse**), ce qu'elles méritent d'ailleurs pleinement[2] ». Sur l'amnios des Mammifères (embryon de Porc de 60 millimètres), par la disso-

1. P. 380 : Die Faserbildung erfolgt direkt in der Gallerte oder in Lamellen, welche sich zuvor aus dieser abscheiden.
2. P. 348 : In neuerer Zeit haben auch die lamellösen Bildungen des Bindegewebes eine grossere Beachtung gefunden (Laguesse), was sie auch vollauf verdienen.

ciation, Merkel voit ces lamelles amorphes bien développées, portant à leur surface de grosses cellules plates anastomosées; mais il n'a pas suivi leur premier développement. Dans le tissu sous-cutané, ajoute-t-il plus loin, où Laguesse les a bien décrites à l'état achevé, les comparant à un gâteau feuilleté, autour des muscles, dans les gaines des nerfs, des vaisseaux, des tendons, dans le tissu conjonctif sous-séreux et en maint autre endroit, des lamelles amorphes représentent la première ébauche de la formation conjonctive. Mais les cellules superposées se détachant facilement, Merkel n'admet pas que la lamelle amorphe en soit dérivée sous forme d'une sorte d'exoplasme. Il représente (Pl. XXVIII-XXIX, fig. 35) les rubans que le rasoir a découpés dans ces minces membranes. Quand la formation des fibrilles a cessé, d'après lui, on ne retrouve plus ni dans la gelée, ni dans les lamelles, le délicat réseau qui représenterait leur première ébauche. Quant aux lamelles amorphes elles mêmes, on les retrouve encore en bien des points chez les animaux plus âgés, mais en beaucoup d'autres elles semblent avoir été complètement employées à la formation des fibres. Pourtant il persiste souvent des traces de l'état primitif jusque chez l'adulte, ces fibres restant ordonnées en minces rubans qui se séparent par la dissociation, comme l'auteur l'a constaté dans le tissu interstitiel entre les muscles de l'épaule d'un supplicié. Par cette description, conclut-il, « je suis tout à fait d'accord avec Laguesse » lorsqu'il dit que les cellules conjonctives différencient en plusieurs points « une substance solide », et il cite la phrase où nous proposons pour cette substance le nom de *précollagène* parce que (souvent au moins) nous voyons les fibrilles se développer dans son épaisseur.

L'adhésion de Meves [18] est bien plus limitée. Sur l'embryon de Poulet de six jours, il ne trouve au-dessous de l'ectoderme qu'un délicat réseau de cellules étoilées sans orientation bien nette. Sur l'embryon de huit jours au contraire, par densification du réseau dans les parties superficielles, un chorion s'est constitué. Au-dessous, le tissu conjonctif est représenté par une couche très lâche ayant l'aspect d'une pâte feuilletée (*blätterteig-*

artig), et bien formée en réalité, comme on s'en rend compte en faisant varier le point, de très minces feuillets superposés serrés. Cette structure lamellaire (*dieser lamelläre Bau*) est plus accentuée à mesure qu'on s'éloigne de l'épiderme, et correspond par ses parties les plus profondes à l'ébauche du *fascia superficialis*. Mais, pour **Meves**, les lamelles sont uniquement constituées par un assemblage de minces cellules discoïdes dont on ne peut reconnaître les limites. Le noyau est très aplati; l'épaississement protoplasmique qui l'entoure contient de nombreux chondriocontes; on en retrouve d'autres épars au loin un peu partout « dans les lamelles ou cellules ». Quelques-uns de ces éléments sont en voie de mitose. Sur l'embryon de dix jours, dans une coupe tangentielle au niveau de la jambe, **Meves** représente, vue de face, une lamelle continue, avec trois noyaux et trois amas protoplasmiques périnucléaires granuleux mal limités. Entre eux le corps de la lamelle apparaît presque homogène, sillonné par quelques traînées grisâtres discontinues, et par un petit nombre de chondriocontes très allongés. On y voit en outre un certain nombre d'assez larges cercles absolument clairs qui seraient pour l'auteur des vacuoles intraprotoplasmiques plus grosses que celles qu'on aperçoit dans l'amas nucléé. Nous verrons que **Meves** (dans le tendon particulièrement) fait dériver les fibrilles des couches les plus périphériques du protoplasme cellulaire ou, plus exactement, des chondriocontes épicellulaires qu'il contient. Contrairement à **Merkel**, il laisse donc absolument de côté la substance amorphe solide ou demi-solide. Il ne signale généralement pas sa présence, et ne lui attribue aucun rôle important. La gelée intercellulaire que l'on constate en certains points montre bien quelquefois, comme le voit **Merkel**, de fines structures réticulées, mais ce sont probablement des images de coagulation dues aux réactifs fixateurs. **Meves** ne croit pas davantage à une métamorphose du protoplasme à la façon de **Retterer**, de **Bruni**, ni à la formation d'un exoplasme au sens de **Studnicka** et de **Mall**; leur conception doit reposer sur des erreurs d'observation. Quant au précollagène de **Laguesse**, le fait que les plus fins prolongements se teignent faiblement par les colorants

électifs du collagène (fait également constaté par **von Ebner**) ne prouve pas qu'il s'agisse d'une différenciation exoplasmique de ces prolongements. Les lamelles existent bien, mais sont constituées de cellules, les fibrilles conjonctives se développent non dans leur épaisseur, mais à leur surface, aux dépens des chondriocontes qui y émigrent. Ce que **Laguesse** appelle la substance précollagène dans ces membranules n'est autre chose que l'ensemble formé par la réunion des corps clairs des cellules qui les constituent étalés en surface (*die flächenhaft ausgebreiteten hellen Leiber der Zellen, welche die Lamellen zusammensetzen*).

Retenons uniquement de ceci, pour l'instant, que **Meves** a constaté l'existence des lamelles chez l'embryon de Poulet; nous discuterons plus tard son interprétation.

Outre ces travaux, qui nous intéressent seuls spécialement ici parce qu'ils traitent de la question des lamelles, nous aurons à chaque instant à faire allusion aux conceptions de **Hansen** et de **Studnicka** sur la valeur exoplasmique des substances fondamentales, conceptions auxquelles nous nous sommes rallié dans notre travail de 1903 [11]. Nous y renvoyons pour l'exposé de ces doctrines. En ce qui concerne la structure lamelleuse, **Studnicka** [25] a bien signalé et brièvement décrit les lamelles avec leurs fibres collagènes incluses et les espaces interlamellaires remplis de lymphe interstitielle, dans le tissu conjonctif sous-cutané du *Lophius* (1907), mais il n'y voit qu'une disposition particulière à cette espèce, et d'un aspect assez inusité (*ganz aussergewöhnliches Aussehen*).

Il semble déjà résulter, de cette courte enquête, que, pendant longtemps on a trop négligé substance amorphe et lamelles dans le tissu conjonctif lâche, que l'on a trop eu de tendance à considérer les dernières comme toujours artificielles. Certains auteurs déjà avaient vérifié leur existence par l'étude microscopique, et c'est probablement parce que les plus hardis d'entre eux (**Axel Key et Retzius, Lœwe**) avaient trop vite généralisé à toutes ces membranules la structure compliquée de quelques-unes, qu'ils ont mis en défiance contre elles. Une première preuve de leur existence bien réelle, c'est que, depuis que nous

avons attiré l'attention sur ce point, les auteurs qui s'occupent du tissu conjonctif commencent à les retrouver. Nous comptons, en développant nos recherches dans les pages suivantes, arriver à convaincre un plus grand nombre d'histologistes, et les inciter à vérifier nos résultats.

RECHERCHES PERSONNELLES

Plan. — Nous avions d'abord choisi comme sujet d'étude le Rat blanc, et nous aurons à en reparler longuement; mais plus tard nous avons trouvé dans le tissu conjonctif lâche des fœtus de *Torpedo ocellata* un objet si excellent que nous le prendrons tout d'abord comme type de description. Nous reviendrons plus tard au Rat, puis à l'Homme.

Technique. — Pour la mise en évidence des minces lamelles et des fibres qu'elles contiennent, nous nous sommes servi en premier lieu de la méthode de Van Gieson, appliquée suivant le procédé de Hansen, comme nous l'avons indiqué antérieurement (**11**, p. 109), et en employant autant que possible la picro-fuchsine pure, sans coloration préalable à l'hématoxyline. Les membranes apparaissent alors comme de minces voiles roses, et les fibres contenues en rose foncé, sur un fond uniformément jaune. Il est bon de monter dans le baume salycylé pour assurer une conservation plus longue de la couleur. Plus tard, nous avons employé le picro-ponceau, et surtout le picro-noir napthol de Curtis (**19**), qui, avec une élection peut-être un peu moindre [1], donne une coloration bien plus vive et bien plus nette, particulièrement pour les plus fines fibres et pour les membranules amorphes. Nous le préférons au picro-bleu de Dubreuil, et au bleu de Mallory. Ce dernier est pourtant excellent en certains cas. La triple coloration de Prenant nous a également rendu des services.

Mais il est une méthode meilleure encore pour obtenir des

1. En ce sens que la coloration n'est pas aussi exclusivement limitée au collagène; il est donc toujours nécessaire d'employer comme moyen de contrôle le procédé de Hansen. Même observation pour le picro-ponceau.

images très vives capables de fournir de bonnes photographies ou d'excellents dessins. C'est la méthode de Bielchowsky, dérivée de la méthode photographique de Ramon y Cajal, et appliquée au collagène par **Max Wolf, Maresch** et **Studnicka**. De toutes les méthodes d'imprégnation, c'est certainement celle qui nous a donné les résultats les plus beaux et les plus constants. On ne peut lui reprocher qu'une chose, comme à toutes les imprégnations, c'est que le précipité s'étend quelquefois un peu plus qu'il ne faut, sur des limites cellulaires, sur des fentes ou des stries quelconques, et qu'ici encore un contrôle rigoureux est nécessaire. Mais aucun procédé ne fait mieux ressortir les fibres, en noir violacé, et les minces lamelles amorphes légèrement teintées en sépia ou en brun, quelquefois en gris noirâtre quand la réduction a été trop accentuée. Nous employons la méthode de Bielchowsky selon la variante indiquée par **Levi** (20), et plus souvent après fixation au liquide de Flemming. C'est-à-dire que les coupes à la paraffine sont (après collage) immergées pendant vingt-quatre heures dans le nitrate d'argent à 2 p. 100, puis pendant vingt minutes dans la solution ammoniacale d'argent[1]. Très rapide lavage à l'eau distillée. Réduction dans l'eau formolée à 5 p. 100; les coupes brunissent. Lavage à l'eau courante deux minutes environ. Séjour prolongé de deux heures en une solution très diluée de chlorure d'or à 1 ou 2 p. 1000. Lavage *aqua fontis*. Hyposulfite de soude à 5 p. 100 pendant dix minutes. Lavage à l'eau courante : douze heures. Déshydratation. Xylol. Baume. Nous prolongeons généralement sans dommage ce dernier lavage jusqu'à vingt ou vingt-quatre heures, ce qui est plus commode dans la pratique. Nous avons également évité certains précipités superficiels assez gênants sur la lame, en plongeant (et retirant très rapidement) les coupes dans l'eau distillée lorsqu'on les enlève de la première solution de nitrate pour les porter dans la solution ammoniacale, bien que **Levi** n'indique pas ce lavage.

1. Pour la préparer : à 5 centimètres cubes de la solution de nitrate d'argent, dit **Levi**, on ajoute 5 gouttes d'une solution de soude à 40 p. 100; formation d'un précipité brun qu'on redissout dans l'ammoniaque ajoutée goutte à goutte en agitant sans cesse. Pour ne pas en mettre trop, laisser indissous une petite quantité du précipité. Filtrer, diluer avec 20 centimètres cubes d'eau distillée.

Rappelons que **Studnicka** [24] a déjà signalé la méthode de Bielchowsky comme excellente pour mettre en évidence non seulement les fibres conjonctives, mais certaines fines lamelles : *membranæ propriæ*, gaines de Schwann, etc.

I. — Le tissu conjonctif lache chez la Torpille.

Fœtus de Torpedo ocellata de 55 millimètres.

Ayant besoin d'étendre les recherches que nous avions commencées sur le tissu conjonctif de l'*Acanthias*, nous nous sommes procuré à la *Station zoologique* de Naples[1] des fœtus de *Torpedo ocellata*[2], et nous avons été frappé de suite de la façon quasi schématique d'après laquelle se présente ici, à un certain âge, la texture lamelleuse du tissu conjonctif lâche. Aussi nous croyons devoir commencer par la description des fœtus de 55 millimètres de long, chez lesquels cette disposition est le mieux marquée. Nous rechercherons ensuite, autant que nous le pourrons du moins, d'une part ses origines chez des individus plus jeunes, d'autre part ce qu'elle devient chez l'adulte.

Prenons un sujet fixé au liquide de Flemming dans son entier, et recoupé de suite en deux ou trois fragments, et examinons dans son ensemble une coupe transversale totale colorée par la méthode de Bielchowsky-Levi. Cette coupe portera de préférence sur la partie moyenne, au-dessus de l'ombilic, et rencontrera le foie. Dès l'examen à un faible ou moyen grossissement un fait nous frappera tout d'abord. C'est que le tissu conjonctif de remplissage est, dans la plus grande partie de son étendue et dans les points les plus divers, nettement feuilleté, nettement constitué de larges lamelles anastomosées. Ces lamelles se retrouvent non seulement dans ce qu'on peut dès maintenant appeler le tissu conjonctif lâche sous-cutané, mais dans les couches sous-séreuses, les couches sous-aponévrotiques (où elles

1. Nous avons reçu ces embryons, et plus tard des fragments d'adulte, parfaitement fixés en suivant toutes les indications que nous avions données. Nous en remercions vivement le Directeur de la Station.

2. On sait que, contrairement aux Raies, les Torpilles sont vivipares.

sont simplement plus délicates), entre les muscles ou les principaux faisceaux musculaires, entre les prismes encore très éloignés l'un de l'autre de l'organe électrique, et en de très nombreux points autour des organes.

Hâtons-nous d'ajouter que ce n'est pas le type unique du tissu conjonctif, qu'en certains points, de plus en plus rares, il conserve encore les caractères du mésenchyme primitif, et qu'en d'autres il évolue vers la forme lâche classique ou la forme réticulée. Mais même dans ce dernier cas, l'on rencontre tous les passages au type lamelleux. Ainsi la majeure partie de la paroi de l'œsophage est constituée par un tissu délicat très analogue à celui décrit par **Camillo Schneider** chez les Turbellariés et les Cestodes. Dans les couches périphériques ce sont des cellules n'offrant que très peu de protoplasme granuleux autour de leur noyau, mais dont les prolongements s'aplatissent de suite en rayonnant autour du corps, et se transforment en de très fines lamelles hyalines, très peu larges, tordues, ramifiées, déchiquetées, anastomosées entre elles, et dessinant ainsi de très petites mailles polygonales irrégulières, remplies seulement de lymphe interstitielle et plus ou moins largement communicantes. Ces prolongements, ces cloisons incomplètes, réduites souvent à de simples brides lamelleuses, contiennent dans leur épaisseur de nombreuses fines fibres conjonctives, et peuvent être considérées comme représentant dejà de la substance conjonctive amorphe. Par la picro-fuchsine en effet (procédé de Hansen) elles se colorent nettement en rose pâle, et seul un très petit amas de protoplasme granuleux accolé au noyau prend encore la couleur jaune : les fibres contenues tranchant en rose vif. Les préparations traitées par l'hématoxyline au fer et non décolorées montrent les membranules d'une façon plus nette encore que les nitratations faites selon le procédé de Bielchowsky.

Dans les couches internes du tissu, qui représenteront plus tard le chorion de la muqueuse, les mailles deviennent plus petites, plus nombreuses, mais les prolongements qui les délimitent ont de moins en moins tendance à former des lamelles d'une certaine largeur ; ils se divisent, se dissocient en une véri-

table dentelle qui garde un caractère plus cellulaire, plus granuleux; les fibres y deviennent rares. — Au contraire, dans les couches les plus externes, il n'est pas rare de trouver par places des lamelles plus larges, circonscrivant plus complètement des mailles également plus étendues.

En un mot, là même où le mésenchyme primitif évolue nettement vers le type réticulé, on trouve une série de transitions graduelles au type lamelleux, qui domine dans le tissu conjonctif lâche en voie de formation, et auquel nous consacrerons exclusivement cette étude à partir de maintenant.

Tout en allant chercher quelques exemples ailleurs, quand nous y trouverons avantage, prenons-le de préférence là où il est le plus net et le plus développé : dans le *tissu conjonctif lâche sous-cutané.*

La peau, encore mince, est constituée par un épiderme déjà stratifié, à deux ou trois assises cellulaires, et par un derme d'aspect particulier. Sa couche superficielle, très pauvre en fibres fines, ou même encore privée de fibres sur de larges étendues, est riche en cellules, dont bon nombre sont pigmentaires. Sa couche profonde offre un tout autre aspect. Elle est représentée par une série de plans superposés et serrés de fibres en voie de développement, déjà assez larges et aplaties dans les plus profonds. Il y a une alternance assez irrégulière de plans à fibres longitudinales et de plans à fibres transversales. Leur nombre peut varier selon les points; il est généralement d'une vingtaine au moins. Les fibres de chaque plan semblent par places contenues dans l'épaisseur d'une lamelle amorphe qui les relie entre elles, mais elles sont tellement serrées qu'il est difficile de vérifier partout l'existence de ce lien. Enfin le derme se termine par une couche vasculaire[1], avec un réseau capillaire planiforme et des veinules très abondantes, au-dessous duquel on trouve encore une couche discontinue de minces cellules aplaties, allongées, dont le corps reste nettement

1. C'est dans cette couche, ou plutôt à son contact, à cette période du développement tout au moins, que courent les canaux muqueux des organes latéraux.

jaune par la picro-fuchsine, et qui paraissent être des fibres musculaires lisses en voie de différenciation.

Description d'ensemble des lamelles du tissu sous-cutané. — C'est seulement alors qu'on arrive au véritable *tissu conjonctif lâche sous-cutané*, et à ce moment l'espect change complètement.

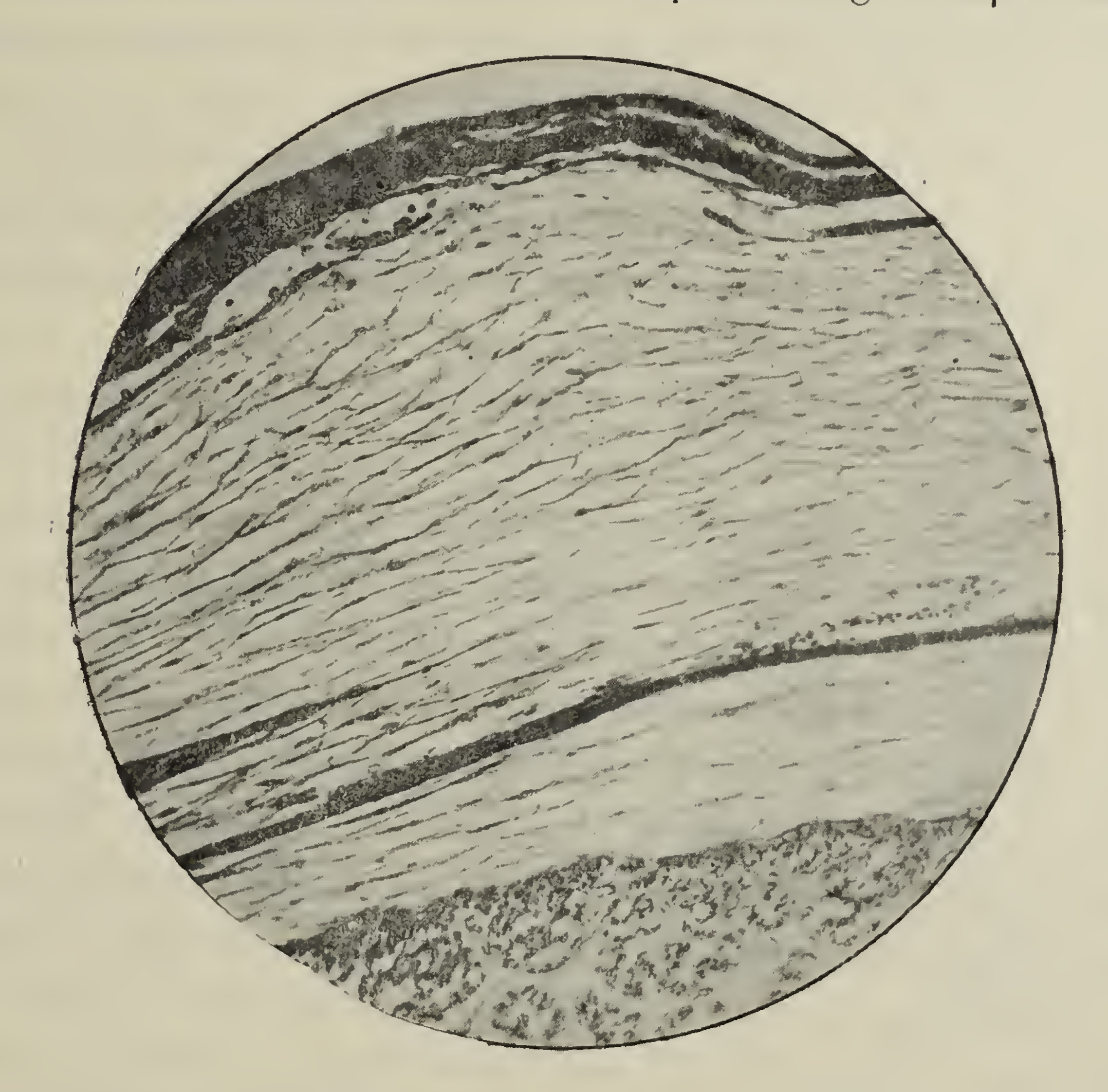


Fig. I. — *Fœtus de 55 mm.* Photographie à un faible grossissement de la peau de la région ventrale au niveau d'un bourrelet d'épaississement. Tout en haut le derme mince, en noir, séparé par quelques vaisseaux du tissu sous-cutané lamelleux qui remplit presque toute la largeur du champ. — Au-dessous l'aponévrose, assez épaisse ici, et en noir, puis les lamelles du tissu lâche sous-aponévrotique, enfin le muscle, en coupe transversale. — Fixé au liq. de Flemming, coloré par la méthode de Bielchowsky-Levi. (Pris sur une coupe transversale totale du sujet.)

Au derme serré mais mince succède une couche au contraire très lâche, mais d'épaisseur généralement double ou quadruple selon les points, et constituée de minces lamelles superposées anastomosées entre elles, parallèles à la surface cutanée, contenant dans leur épaisseur de fines fibres, et donnant dans toute sa beauté l'image classique du « gâteau feuilleté », mais d'un feuilleté excessivement délicat. La figure I du texte, et surtout la figure 1 (Pl. V), qui représente aussi fidèlement que possible mais bien grossièrement encore cet aspect, en donneront

une assez bonne idée d'ensemble. La seconde elle-même, bien que le grossissement soit plus fort, s'étend en effet à toute l'épaisseur du tissu sous-cutané de la région ventrale, depuis le derme, dont on voit à droite les couches les plus profondes, jusqu'à l'aponévrose, dont un lambeau apparaît en haut et à gauche. On y peut compter en ce point une trentaine de lamelles superposées. Certaines régions sont moins riches. Ici même il y en a tantôt plus de trente tantôt moins, selon les points où l'on pratique la numération, et cette numération ne peut être rigoureusement exacte, les lamelles se dédoublant et refusionnant sans cesse le long de leur parcours, d'autres restant accolées de façon à donner l'impression d'une membrane unique plus épaisse.

La netteté de l'image feuilletée, qui n'est point partout aussi grande, dépend de deux facteurs : du degré de serrage des lamelles, et de la façon dont elles se présentent. En certains points elles sont assez serrées, séparées seulement par de minces espaces clairs (Fig. II) ; en d'autres au contraire elles s'écartent l'une de l'autre (Fig. III et IV). En certains points elles sont toutes vues de profil (Fig. II à IV) ; en d'autres points elles se présentent obliquement au regard pour la plupart (Pl. V, fig. 1).

Précisément à cause de la variété de ces aspects, nous voudrions établir tout d'abord que nous ne sommes pas la victime d'une illusion, et qu'il s'agit sans aucun doute de véritables lamelles.

Partons d'un point où le tissu est serré (Fig. II du texte). Les lamelles sont vues de profil, et se présentent (toujours par la méthode de Bielchowsky) comme un trait gris, mince, homogène ou très finement granuleux, sur lequel tranche de place en place un point presque noir (légèrement brunâtre ou violacé) plus ou moins gros, et parfois un petit trait noir, comme en *a*, sur la figure 1 (Pl. V), et surtout en *a*, *b*, *c*, *d*, sur la figure 1 (Pl. VI) qui est empruntée aux lamelles encore plus délicates du tissu sous-aponévrotique (voir encore fig. 2, Pl. V). Évidemment rien ne prouve jusqu'ici que ce trait représente une lamelle ; mais, après l'avoir examiné superficiellement avec un bon objectif à immersion, tournons la vis, et nous verrons le même

trait se continuer dans toute l'épaisseur de la coupe, à laquelle il a été bon de donner 10 et même 20 μ. Les points noirs se continueront aussi, mais le plus souvent en se déplaçant, nous montrant ainsi qu'ils représentent la coupe optique d'une fibre qui montait vers notre œil obliquement ou en décrivant quelques sinuosités. Très souvent d'ailleurs le trait gris lui-

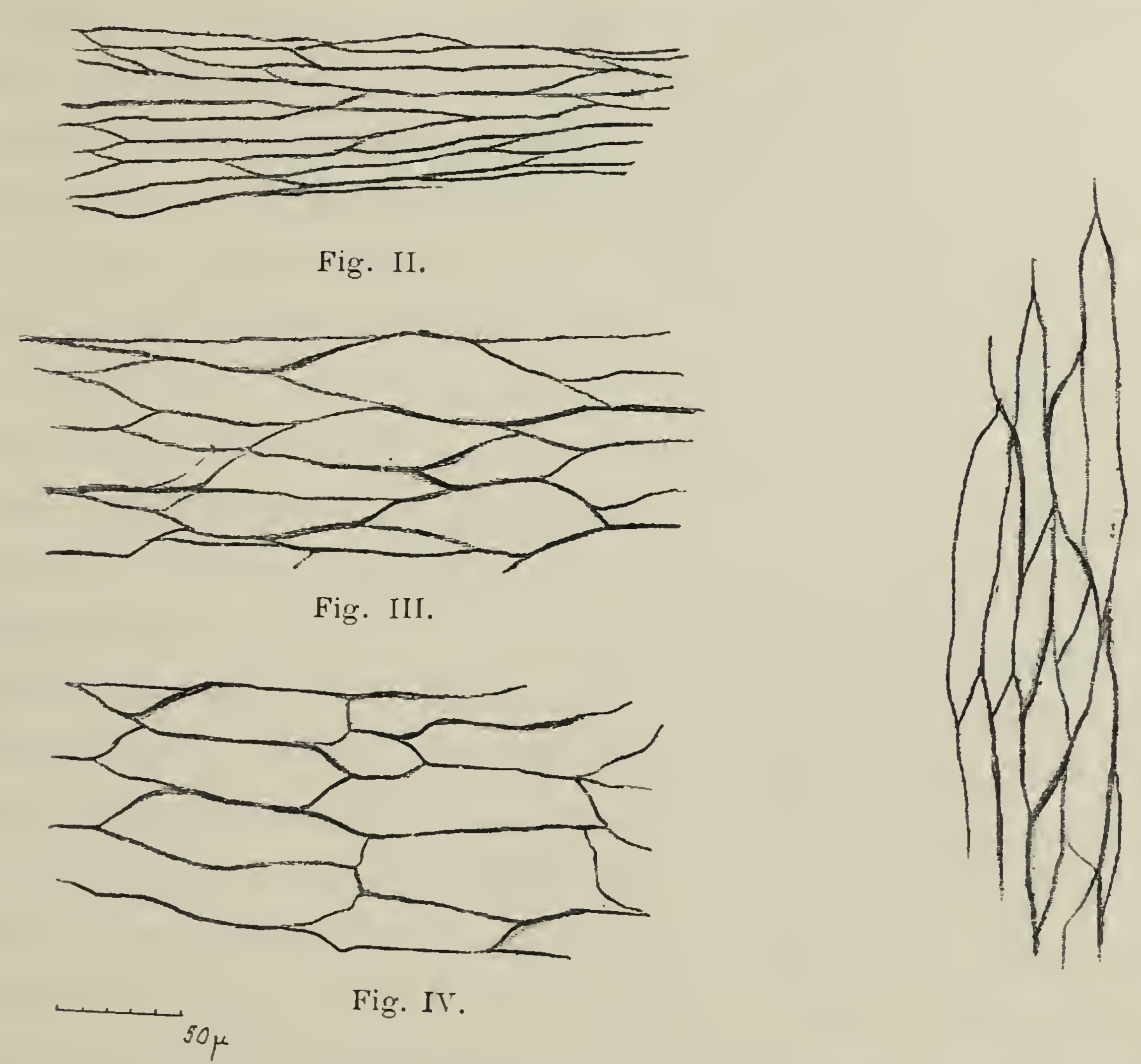


Fig. II, III, IV. — Trois aspects du tissu selon que les espaces interlamellaires sont plus ou moins déployés. Pris à peu de distance l'un de l'autre dans le tissu sous-cutané du même *fœtus de 55 mm. : coupe transversale.* — Méthode Bielchowsky. (Camera. Objectif 4, Verick ancien, Ocul. 1.)

Fig. V. — Lamelles et espaces interlamellaires sur une *coupe longitudinale* du même fœtus.

même se déplace légèrement à droite ou à gauche en baissant la vis, décrit de menues sinuosités, se redresse : ce ne peut être que la coupe d'une membrane.

Mais plus fréquemment la démonstration est infiniment plus simple : le tissu est moins serré sur quelques points ; les espaces s'élargissent, beaucoup de lamelles ne sont pas plantées perpendiculairement au porte-objet mais obliquement, et alors, en baissant la vis, nous les voyons se dérober, fuir obliquement tantôt à droite, tantôt à gauche, ainsi que les fibres qu'elles

contiennent. Quand elles sont très obliques, comme il arrive en *c* (Pl. VI, fig. 1) on les voit, même à l'objectif à immersion fort (Apoch. 1,5. Zeiss) non plus en coupe optique, mais comme un mince voile fuyant. Avec un des objectifs moins forts et plus pénétrants, ces images se retrouvent facilement, et il suffit pour les accentuer d'avoir constamment la main sur la vis pour arriver à donner un dessin comme celui de la figure 1 (Pl. I) où fibres et membranes vont en se dégradant dans les plans inférieurs ; les contours y deviennent en même temps plus flous, ce qu'on n'aurait pu rendre ici sans nuire à la clarté du dessin, mais ce qu'on retrouvera dans la figure 1 (Pl. VI).

Si les lamelles se tiennent trop droites, trop debout, il est facile d'ailleurs de les coucher. Il suffit pour cela, quand le baume n'est pas encore sec, de passer à plusieurs reprises et dans le même sens, sur le point qu'on veut modifier, la pointe mousse d'un crayon en appuyant un peu fortement. En ce point, et en ce point seulement, on peut apercevoir ensuite de nombreuses lamelles couchées, dont quelques-unes même se présentent tout à fait à plat (Pl. VI, fig. 2, 3, 4). On voit alors que ce sont de minces rubans, d'une largeur correspondant à l'épaisseur de la coupe, qui ont été découpés parallèlement par le rasoir dans des membranes continues; ils contiennent dans leur épaisseur les fines fibres, qui apparaissent ici comme des traits brun noir ou violet foncé, sur un fond gris brun si mince et si transparent, si homogène le plus souvent, qu'on a quelque peine à apercevoir ses limites, sauf dans les points où l'imprégnation argentique a été un peu exagérée, ou encore dans ceux où, par suite d'une fixation imparfaite, la substance constituante est devenue granuleuse.

Nous avons d'abord étudié des régions où le tissu était assez serré ou moyennement serré; nous en trouverons (à la face venrale et vers l'implantation des ailerons sur le même sujet) où la peau tend à faire un large pli saillant. Là le sous-cutané se déplisse, les lamelles s'écartent comme les plis d'un accordéon, les espaces qui les séparent s'agrandissent (Fig. I, III, IV), et apparaissent limités par des cloisons souvent très obliques dont la nature lamelleuse ne peut laisser aucun doute.

Enfin, il est des accidents de préparation fort heureux, notamment dans les coupes qui ont eu tendance à se décoller partiellement. Ici, par exemple, la peau s'est trouvée déchirée; d'un côté de la déchirure elle est à demi soulevée seulement, s'éloignant de l'aponévrose sans cesser d'y être reliée par le tissu conjonctif lâche, dont les espaces se sont déplissés comme autant de parallélogrammes ou de losanges, accentuant leur forme à mesure qu'ils se déploient : ce sont bien nettement des logettes du tissu celluleux, des cellules au sens primitif et grossièrement anatomique du mot, séparées l'une de l'autre par des membranes tendues. De l'autre côté de la déchirure au contraire, une bande de tissu sous-cutané a été décollée, tirée par les lavages hors de la coupe, hors de la peau, où elle vient flotter dans le baume. Or, dans cette bande assez épaisse, du fait même des tractions dans le sens de la longueur des lamelles, celles-ci se sont accolées les unes aux autres; elles ne sont plus séparées que par de minces fentes à peine visibles, les parallélogrammes articulés se sont repliés, les espaces vides se sont effacés. Enfin, vers le bout du lambeau flottant, les anastomoses entre lamelles se sont rompues, les plans les plus solides seuls ont résisté et pendent hors de la coupe sous forme de longs rubans, dont plusieurs se sont étalés à plat de façon à ne laisser aucun doute sur leur nature. Dans un même petit espace un accident de préparation peut donc nous montrer, du fait de l'étirement ou du relâchement, du déplissement ou du plissement des lamelles, les différents aspects que nous avions signalés plus haut dans différentes régions du sous-cutané et montrés dans les Figures II, III, IV.

Nous aurons à parler plus loin des coupes longitudinales. Disons seulement ici, sans nous y arrêter, qu'elles montrent absolument les mêmes aspects, les mêmes lamelles sous la même disposition, les mêmes rubans séparés par les mêmes espaces (Fig. V).

Enfin il est un examen nécessaire pour achever de nous convaincre : il faut revoir ces lamelles à plat. C'est ici que nous ferons intervenir les *coupes tangentielles*. Quelque rigoureusement qu'on essaie de les orienter parallèlement à la surface de

la peau, celle-ci étant irrégulière, les lamelles doivent se trouver très souvent coupées un peu obliquement encore. C'est en effet ce qui arrive et, dans certains points où la peau fait des plis, on peut trouver tous les intermédiaires entre les minces rubans que nous venons d'étudier et de larges membranes continues qui recouvrent tout le champ. A mesure que l'on appro-

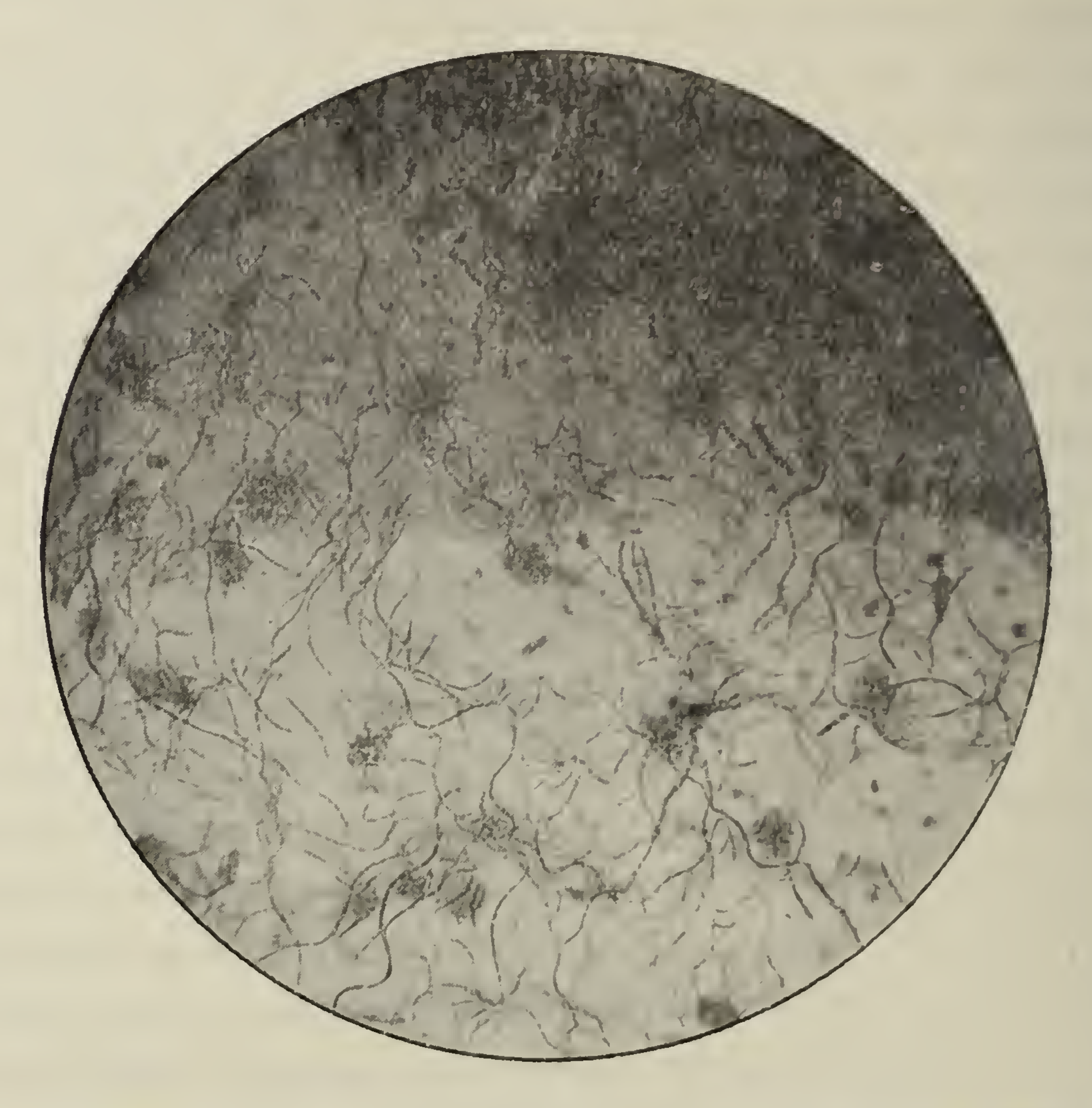


Fig. VI. — *Fœtus de 55 mm.* (Grossissement moyen). — Photographie d'une coupe tangentielle ou plutôt très oblique du tissu sous-cutané. Lamelles coupées très obliquement, vues presque de face, contenant des fibres, et constellées de cellules étoilées. En haut la section a rencontré de biais la couche inférieure vasculaire du derme.

che de la portion coupée bien parallèlement à la surface, on voit les rubans découpés par le rasoir dans les membranes augmenter de hauteur, ou plus exactement de largeur, car en même temps ils se couchent de plus en plus obliquement l'un sur l'autre, de façon que le bord supérieur de l'un tende à venir peu à peu cacher le bord inférieur de l'autre, bord qu'on n'aperçoit que dans la mise au point profonde (Fig. VI). Enfin les rubans très élargis se recouvrent plus ou moins complètement, et on n'a plus au même endroit que deux ou trois membranes (lamelles)

continues, dédoublées, anastomosées entre elles de place en place, et qu'on rencontre successivement en passant de la mise au point superficielle à la profonde. Il en est ainsi du moins dans les coupes un peu épaisses, et les membranes superposées y sont bien plus nombreuses si le tissu est serré. Si au contraire le sous-cutané est assez déplissé, et si les coupes sont minces, on rencontre facilement par places, et dans toute l'épaisseur de la coupe, une seule et large membrane continue couvrant tout le champ, et dont une extrémité, pourtant le plus souvent encore un peu oblique, est venue se faire sectionner plus ou moins régulièrement par le rasoir. La substance amorphe qui constitue ces lamelles étant généralement à peine colorée, elles seraient assez difficiles à suivre vues de face, si elles n'avaient souvent de petites ondulations, et surtout si elles n'étaient striées d'un véritable lacis de fines fibres (Pl. VI, fig. 8). Pourtant, avec un peu d'attention, même dans les points où manquent les fibres, on aperçoit très distinctement la membranule sous forme d'un voile diaphane infiniment délicat, d'un léger ton jaune brun (par la méthode de Bielchowsky toujours); en diaphragmant on y voit apparaître quelques légères zébrures ou quelques fines granulations à peine visibles. En certains points où il est trop imprégné, ce voile devient complètement granuleux et frappe alors l'œil le moins attentif.

Ajoutons enfin qu'en approchant du derme on rencontre des lamelles moins larges, plus fréquemment anastomosées, découpées ou trouées par places. Au voisinage des petits paquets vasculo-nerveux on retrouve la même disposition, et en ces points on passe insensiblement à un lacis de membranules découpées, trouées, de plus en plus étroites, et à une sorte de tissu réticulé à éléments aplatis.

Mais ce ne sont là que des modalités, des formes de passage; dans la presque totalité de son étendue le tissu conjonctif sous-cutané nous apparaît nettement lamelleux à ce stade chez la Torpille, et nous espérons que le lecteur en sera maintenant aussi convaincu que nous-même.

Pourtant nous savons que certains histologistes admettent l'existence d'une substance amorphe solide continue, même

dans le tissu conjonctif lâche. N'auront-ils pas quelque tendance à penser que les lamelles plus haut décrites sont un artéfact, ont été créées de toutes pièces lors de la fixation ou des autres manipulations, par une sorte de clivage au sein d'une substance continue? Cette hypothèse nous semble absolument insoutenable dans le cas particulier. Outre que nos réactifs usuels ont très peu de tendance à cliver le conjonctif (et nous devons ajouter de suite que tous les modes de fixation nous montrent les mêmes lamelles), il semble bien impossible que ce clivage atteigne le degré de régularité et de délicatesse que nous apercevons ici, et s'arrête de façon à ne limiter que de petits espaces toujours semblables à eux-mêmes. S'il y avait clivage artificiel, on trouverait en outre fatalement de nombreuses fibres passant directement de l'un à l'autre plan, et rompues quand une fente intermédiaire s'est produite; or on ne rencontre rien de tel : les fibres sont toujours contenues dans chaque plan lamelleux. Mais, dira-t-on, ce sont précisément les plans de fibres qui peuvent déterminer le clivage. On pourrait peut-être le soutenir s'il s'agissait de fibres déjà bien développées, étroitement juxtaposées, mais il s'agit ici de fibres fines, sans grande résistance encore, très écartées l'une de l'autre, de sorte qu'il n'y a pas à proprement parler de plans de fibres, ou plutôt il n'y en a que parce qu'elles sont réparties dans des plans de substance amorphe préformés. Et cela est si vrai qu'il est quelques-unes de ces lamelles, et ce sont précisément les plus minces, qui n'ont que très peu de fibres ou même qui en manquent complètement : ce ne sont pas les fibres qui ont pu ici déterminer un clivage.

De plus, à la surface de ces lamelles nous décrirons bientôt des cellules très aplaties, assez nombreuses, anastomosées par places, qui les limitent et les individualisent. Quelquefois des leucocytes arrondis, globuleux, reposent sur cette surface, jamais dans l'intérieur même de la membrane ou dans une encoche de cette membrane, ce qui arriverait s'il y avait clivage artificiel.

Enfin nous venons de voir qu'il existe des points de transition à une sorte de tissu réticulé, avec des lamelles de plus en plus

courtes, de plus en plus découpées, de plus en plus isolées, réunies seulement aux voisines par de longs prolongements aplatis, ce que le clivage n'expliquerait pas. Et nous verrons en outre bientôt qu'une semblable disposition existe primitivement partout à un stade plus jeune; nous verrons les grandes lamelles s'édifier sous nos yeux.

Nous croyons donc pouvoir considérer l'existence des lamelles comme bien démontrée sur nos embryons de 55 millimètres, et nous allons analyser de plus près leur structure : substance fondamentale, cellules et fibres, après avoir toutefois insisté encore au point de vue purement architectural sur la nature et la forme des espaces qu'elles délimitent.

Espaces interlamellaires. — Bien que certaines membranes soient un peu plus fortes, et puissent être suivies assez loin dans la même direction sans inflexion notable, il n'existe pas à proprement parler une série de plans membraneux principaux parallèles, reliés par des anastomoses obliques. Mais chaque lamelle se dédouble au bout d'un certain trajet en deux feuillets sensiblement égaux, qui vont plus loin se réunir aux feuillets nés de même façon de la lamelle voisine, et, ce processus se répétant sans cesse, ces feuillets en s'écartant et se rejoignant délimitent, comme nous l'avons déjà vu, une série d'espaces qui apparaissent sur la coupe transversale de forme assez régulière, parallélogrammique ou même losangique. Nous avons vu ces espaces s'aplatir, devenir virtuels, ou au contraire se déplisser selon le degré d'étirement ou de relâchement de la peau et du tissu sous-jacent. Ils nous apparaissent inégaux de longueur, les uns très petits, les autres grands. La plupart pourtant ont une taille qui varie entre 120 et 180 μ de bout en bout, mettons en moyenne 150 μ, c'est-à-dire 1 dixième 1/2 de millimètre, à l'état non déplissé ou à peine déplissé.

Pour nous rendre compte de leur forme réelle dans les trois dimensions de l'espace, nous avons d'abord suivi et dessiné des coupes sériées, choisies en des régions à demi déplissées. Nous avons pu constater ainsi qu'en suivant de coupe en coupe un des espaces les plus larges, nous le voyions, tout en conservant sa forme générale, diminuer de plus en plus puis disparaître, en

descendant la série; si nous la remontions, nous arrivions au même résultat. L'examen de coupes perpendiculaires aux premières, c'est-à-dire longitudinales, parallèles à l'axe du fœtus, nous donne d'autre part la même image que les coupes transversales (Fig. V), c'est-à-dire des espaces sensiblement parallélogrammiques ou losangiques, ayant exactement la même taille moyenne de 150 μ. Nous devons en conclure que ces espaces, toujours à l'état de déplissement moyen bien entendu, se rapprochent sensiblement en réalité de la forme rhomboédrique ou plutôt octaédrique. Il s'agit ici d'octaèdres très comprimés latéralement, formés de deux pyramides quadrangulaires adossées par leurs bases. N'oublions pas toutefois qu'à l'état d'affaissement, qui semble à peu près normal, ces espaces, plus comprimés encore, se réduisent en réalité à de minces fentes dont les plans limitants deviennent à peu près parallèles, fentes n'excédant généralement pas un dixième 1/2 de millimètre d'étendue, en longueur et en largeur, dans un plan parallèle à la surface cutanée, et limitées latéralement par un contour qui se rapproche de la forme losangique.

Ces espaces sont-ils communicants ou fermés? Ils paraissent absolument clos à un premier examen. Et si nous nous sommes astreint à la tâche un peu ingrate de les suivre sur coupes sériées, c'était précisément pour savoir s'ils le restent en réalité dans toute leur étendue. Or nous croyons pouvoir répondre affirmativement. Si de place en place une lamelle apparaît flottante dans les coupes, on peut généralement s'assurer qu'elle a été rompue; son bord est déchiré, et elle reparaît en place dans les coupes suivantes. Il est exceptionnel de trouver une large communication persistante, et l'on ne peut alors même affirmer que ce ne soit pas un artéfact. Lorsqu'on arrive, dans la série des coupes, aux extrémités rétrécies de l'espace, il est plus difficile de se prononcer. Il semble parfois que d'étroits couloirs fassent communiquer leurs pointes, mais le plus souvent une ou plusieurs fines petites lamelles très obliques se présentent, qui interrompent la communication. Il existe très fréquemment en ces points de très petits espaces intermédiaires,

intercalaires, susceptibles vraisemblablement de s'accroître plus tard à mesure que grandit l'animal.

En suivant les lamelles sur les coupes obliques ou tangentielles, il nous est arrivé pourtant d'apercevoir quelques trous. Mais c'est rare, et ce sont vraisemblablement les vestiges des trous très nombreux qui existaient, comme nous le verrons, à un stade antérieur, au moment de la formation des lamelles. Ils doivent être en voie de disparition; très petits, ovalaires ou arrondis, ils mesurent en général de 6 à 15 ou 16 μ. Ils sont taillés régulièrement et comme à l'emporte-pièce en pleine membrane amorphe, sans être le plus souvent bordés par les fibres. Ce sont en somme des images absolument exceptionnelles. On en verra deux sur la figure 8 (Pl. VI).

En résumé, les communications entre espaces voisins étant rares et inconstantes, nous croyons pouvoir considérer ceux-ci comme des espaces clos. Et c'est une constatation qui a un grand intérêt, puisqu'elle nous amène fatalement à admettre que, dans ces espaces, la circulation des produits de dénutrition, de la lymphe interstitielle conjonctive, se fait normalement par une série d'osmoses successives, est en un mot fort retardée.

Qu'y a-t-il en effet *dans nos espaces?* Ils semblent optiquement vides; c'est à peine si l'on y trouve de place en place un leucocyte arrondi. Bien que les lamelles limitantes soient normalement presque au contact, l'absence d'un précipité, l'absence d'une matière colorable quelconque, ne nous permet d'admettre dans leur intérieur que la présence d'une petite quantité de lymphe interstitielle très pauvre en albuminoïdes. Cette constatation n'a rien d'étonnant, puisque **Ch. Robin** a montré depuis longtemps (*Leçons sur les humeurs*) que le liquide imbibant le tissu conjonctif, normalement et dans l'œdème, à la manière de celui contenu dans les séreuses, n'est jamais coagulable par la chaleur, et ne renferme qu'une très faible quantité d'albuminoïdes, ce qui, d'après lui, le différencie absolument de la lymphe. Le terme de lymphe interstitielle conjonctive lui-même, qui pourrait prêter à confusion, n'est donc pas fort bon, et il vaudrait mieux dire : la *sérosité conjonctive*, ou substance amorphe conjonctive liquide, pour la

différencier de la substance amorphe solide qui constitue les lamelles.

Structure fine des lamelles : A. *Substance fondamentale amorphe.* — Nous devons nous arrêter un instant maintenant sur cette substance, qui constitue le substratum des lamelles, sur une épaisseur si faible qu'elle est très difficile à mesurer. Elle ne dépasse certainement pas en général 1/5 de μ ; elle nous paraît être plus souvent de 1/10 de μ, et même beaucoup moins, surtout dans le tissu sous-aponévrotique, encore plus délicat que le sous-cutané. Si l'on se rappelle que les particules visibles à l'ultramicroscope dans les solutions colloïdales sont de l'ordre du cent-millième de millimètre environ, et que ces particules sont considérées par beaucoup d'auteurs actuellement comme représentant, sinon les molécules, du moins les micelles (ou molécules associées, associations moléculaires), on se rendra compte que l'épaisseur des membranes dont nous parlons ici semble se rapprocher étrangement de la dimension de ces micelles, et l'on peut concevoir les plus fines d'entre elles comme constituées sinon d'une seule assise de ces micelles, du moins d'un très petit nombre d'assises. Les expériences de physique moléculaire de **Devaux**[1], complétant celles de Lord **Raleigh**, montrent qu'une mince lame de substance liquide telle que l'huile (ou même solide, à plus forte raison semi-fluide comme celle-ci) est susceptible d'atteindre un maximum d'extension tout en maintenant sa tension superficielle propre. A ce moment l'épaisseur de la lame est sensiblement égale à celle que donne le calcul pour l'épaisseur de la molécule. Nous devons donc être ici en présence de lamelles albuminoïdes dont l'épaisseur à l'état de tension est souvent presque réduite à la limite minimum qu'elle peut atteindre sans perdre son équilibre moléculaire et se disloquer. Et, de fait, quelques-uns des trous que nous apercevons dans les plus minces d'entre elles sont peut-être secondaires, dus à un amincissement local temporaire, qui a fini par aboutir à une rupture. Mais cela aide surtout à comprendre un fait que nous avons constaté maintes fois dans

1. Voir la *Revue générale des sciences* du 28 février 1913.

des expériences sur le Rat adulte, c'est la disparition si facile des lamelles dans l'œdème. D'autres facteurs interviennent évidemment, puisque d'autre part les lamelles sont encore assez résistantes, et partant assez épaisses pour se prêter à une forte extension de la peau; néanmoins il nous a paru intéressant d'attirer l'attention sur ce point.

Si l'on se rend bien compte de cette faible épaisseur des lamelles, la théorie du clivage artificiel paraîtra encore moins vraisemblable.

Les réactifs vont nous montrer quelle est la nature de cette substance. Nous avons vu qu'elle est à peu près homogène, avec quelques stries, quelques granulations à demi effacées, comme fondues dans la trame, dans tous les points où elle est bien fixée. Elle se colore à peine. Par la méthode de Bielchowsky, vue de face, la lamelle apparaît comme un voile diaphane excessivement délicat, colorée en un très léger ton jaune brun, à peine visible sur de larges étendues. Après vingt-quatre heures d'hématoxyline au fer sans décoloration, elle n'est guère plus teintée : la couleur jaunâtre vire souvent au gris violacé. Par la safranine picro-noir, elle a pris électivement le bleu, mais le voile est à peine bleuté. Par la picro-fuchsine (non précédée d'hémalun, et en suivant le procédé de Hansen), elle reste peu colorée, mais devient nettement rose. Or nous avons admis ailleurs, à la suite de Hansen, que cette coloration a presque la précision d'une réaction chimique. Les cellules épithéliales, musculaires, nerveuses, lymphatiques, l'amas périnucléaire des cellules conjonctives restent d'un beau jaune, même quand le lavage a été très rapide. Les lamelles ont donc la coloration élective de la substance conjonctive amorphe que nous avons appelée *précollagène*, les fibres qu'elles contiennent (celles du calibre de 1 μ et plus tout au moins) se colorent plus nettement encore en rose vif. Si les prolongements protoplasmiques de certaines cellules conjonctives ont une teinte orangée, ou jaune légèrement lavée de rose, cela tient sans doute à ce qu'ils sont eux-mêmes partiellement constitués de précollagène ou en voie de transformation. Quand la lamelle est vue par la tranche elle apparaît nettement comme un trait à simple ou double contour

gris rose assez foncé. Ce trait est nettement gris bleu par le picro-noir, brun par la méthode de Bielchowsky.

Par places, dans certaines régions profondes où le fixateur a mal pénétré, on trouve des lamelles sombres complètement granuleuses, qui plus loin se trouent, plus loin encore se déchirent, s'effilochent, se disloquent en traînées granuleuses mal limitées. Cela montre avec quelle facilité ces délicates membranes peuvent arriver à la désintégration.

B. *Cellules.* — A la surface des lamelles s'étalent partout des cellules conjonctives aplaties. Sur les coupes transversales et longitudinales on en aperçoit la section (Pl. V, fig. 1, et surtout fig. 2) sous l'aspect d'un mince amas fusiforme de protoplasme granuleux contenant en son centre un noyau allongé aplati, qui souvent le remplit presque complètement. On dirait une cellule endothéliale; mais ajoutons de suite que ces éléments sont très écartés l'un de l'autre, et bien loin par conséquent de former une nappe continue. On les trouve de préférence appliqués à la face profonde des lamelles, mais on peut en rencontrer aussi à la face superficielle. L'épaisseur du noyau n'excède pas 2 à 3 µ 1/2, chiffre qui représente en même temps l'épaisseur maximum de la cellule, car au-dessus et au-dessous du noyau le protoplasme est réduit à une couche souvent imperceptible.

Aussi pour prendre connaissance plus complète de ces éléments, c'est sur les coupes tangentielles qu'il est indispensable de les étudier. Les lamelles, vues à plat après traitement par la méthode de Bielchowsky (Fig. VI), paraissent constellées de corpuscules étoilés épars. Ce sont nos cellules conjonctives fixes. On n'en trouve guère qu'une par lamelle, c'est-à-dire sur la surface correspondant à un espace, à l'un des feuillets du système de tentes. Les prolongements sont si minces qu'ils sont assez pâles, et l'on ne distingue bien que les principaux. Pour les bien voir il faut, après l'imprégnation argentique, colorer par le Giemsa étendu au douzième pendant vingt-quatre heures, différencier à peine et monter au baume neutre. Les corps cellulaires apparaissent alors en bleu vif. Mais la coloration ne se conserve pas. Aussi avons-nous obtenu des résultats bien plus durables. et en même temps bien meilleurs, en colorant simplement les

coupes, après collage sur lame, à l'hématoxyline au fer pendant vingt-quatre heures, après vingt-quatre heures de mordançage à l'alun de fer. L'essentiel ensuite est de ne point différencier. La plupart des autres tissus ne forment qu'un magma noirâtre, mais les lamelles montrent merveilleusement, sur un fond gris jaunâtre peu coloré, les fibres conjonctives et surtout les cellules avec leurs moindres prolongements, colorés en violet foncé de nuance sépia. C'est sur une préparation de ce genre qu'a été dessinée la figure 8 (Pl. VI). Si nous étudions de plus près ces cellules, nous voyons que le noyau mesure environ de 15 à 20 μ de longueur sur 12 à 18 de largeur. Relativement pâle et transparent à cause de sa grande minceur, il a un contour ovalaire, ou plus souvent légèrement réniforme, car il est généralement un peu excavé d'un côté par une encoche plus ou moins marquée qui forme hile. Une seule fois nous avons cru pouvoir distinguer un diplosome au niveau de cette encoche. La chromatine y est réduite à de nombreux petits grains, souvent réunis en petits groupes ou disposés en réseau ; on trouve en outre deux ou trois nucléoles arrondis assez volumineux. Le corps protoplasmique granuleux est représenté par un amas périnucléaire et par des prolongements relativement larges et très aplatis. L'amas périnucléaire est généralement peu considérable, accumulé d'un seul côté du noyau sous forme de lame à bord mince ; très souvent il est réduit à une mince coque, et à une palmure plus ou moins développée réunissant les bases des prolongements. Ces derniers rayonnent irrégulièrement tout autour du noyau, bientôt très amincis, troués même par places. Les plus minces sont très larges et très pâles. Ils envoient bientôt de fins rameaux collatéraux mal limités qui se divisent souvent à leur tour, s'atténuent, et finissent par disparaître, par se perdre dans la membrane de substance fondamentale amorphe qui les soutient. Là où ils sont le mieux limités, comme dans le prolongement inférieur de la cellule de la figure 8 (Pl. VI), on les voit s'anastomoser en un réseau très finement granuleux, très délicat, à la limite de visibilité, qui règne par places à la surface de cette membrane ou dans son épaisseur, et où d'autre part semblent venir se perdre aussi quelques-unes des fibres les plus minces.

Les extrémités des prolongements principaux se résolvent en rameaux terminaux aussi fins, qui se comportent de même, et il est assez rare qu'on puisse les suivre jusqu'aux prolongements similaires d'une cellule voisine. Les anastomoses de protoplasme granuleux à protoplasme granuleux sont donc relativement rares et peu étendues. On en rencontre par places pourtant de larges et belles quand deux éléments sont très voisins, dérivant probablement par division d'une même cellule mère. Mais nous n'avons aperçu de caryocinèses qu'à des stades plus jeunes.

Par la coloration à la picro-fuchsine de Hansen, les noyaux se détachent en jaune vif sur le fond rosé des lamelles; les amas périnucléaires sont également jaunes, mais peu colorés. Ils sont souvent, à quelque distance des corps surtout, comme lavés d'une teinte rosée qui indique probablement un commencement de transformation de leur cytoplasme granuleux en exoplasme amorphe.

En certains points on aperçoit, très disséminées, des cellules d'une autre variété, plus petites, à deux, trois ou quatre prolongements moins larges, peu ou point ramifiés, rectilignes ou à peu près rectilignes. Nous ignorons encore la signification exacte de ces éléments. Dans les lames les plus superficielles il arrive aussi de rencontrer quelques cellules pigmentaires.

C. *Les fibres.* — Vues de face, les lamelles montrent merveilleusement aussi le réseau de fibres qu'elles contiennent dans leur épaisseur. La résorcine-fuchsine de Weigert, qui décèle pourtant déjà des fibres élastiques bien évidentes dans les parois vasculaires, et dans certaines régions conjonctives (tissu conjonctif sous-cordal par exemple), ne teint encore rien dans le tissu sous-cutané. La picro-fuchsine colore au contraire électivement ces fibres en rose : ce ne sont donc pas des fibres élastiques, mais des fibres collagènes ou précollagènes. Elles se teignent en bleu vif par le picro-noir après safranine, et en brun foncé par la méthode de Bielchowsky. Quel que soit leur calibre, ces fibres ont un caractère commun : elles présentent des divisions et des anastomoses, mais moins nombreuses que s'il s'agissait d'éléments élastiques. Ces divisions et ces anastomoses sont d'ail-

leurs d'autant plus fréquentes que la fibre est plus fine, c'est-à-dire à un stade moins avancé de son développement[1]. Si nous appelons grosses fibres celles dont la largeur dépasse 5 μ, moyennes celles de 1 à 5 μ, fines celles de 1/5 de μ à 1 μ, et très fines celles qui n'atteignent pas même 1/5 de μ, nous pouvons dire qu'à cet âge les grosses fibres et même les fibres moyennes d'un certain calibre n'existent pas encore dans le tissu sous-cutané, sinon à l'état exceptionnel et dans les lames tout à fait superficielles. Ce sont alors des éléments échappés du derme, et qui souvent y rentrent après un court trajet. On en aperçoit une par exemple dans la figure 1 (Pl. V), à droite et en haut, venant manifestement du derme. Nous en retrouvons une autre, sectionnée au moment où elle passe dans une lame voisine, en haut et à gauche de la figure 8 (Pl. VI). Les moyennes, plus petites, c'est-à-dire de 1 à 2 μ sont plus fréquentes déjà, quoique peu abondantes : on en voit deux au bas et à droite de la figure 8 (Pl. VI).

Mais les fibres prédominantes, excessivement nombreuses, sont les fines, c'est-à-dire celles qui dépassent 1/5 de μ sans atteindre 1 μ. Celles-ci forment déjà pour ainsi dire la charpente des lamelles, qu'elles sillonnent en tout sens en décrivant de véritables plexus. La figure 8 (Pl. VI) en donne une bonne idée, et on les retrouve sur les figures 2, 3 (Pl. VI), enfin sur toute l'étendue de la figure 1 (Pl. V). Il semble que leur direction prédominante, dans la région moyenne du corps que nous étudions de préférence, soit la direction longitudinale, car la plupart de nos rubans lamelleux, sur les coupes transversales, se montrent traversés par elles de bord à bord ; mais il en est beaucoup aussi de transversales; elles prédominent dans certaines lamelles. Une vue à plat (Pl. VI, fig. 8) nous montre en somme les fibres, dans une même lamelle, orientées un peu en toutes directions, avec légère prédominance dans tel ou tel sens selon les points. Elles ne sont d'ailleurs pas rectilignes mais sinueuses, ou plutôt légèrement onduleuses, avec par places des coudes arrondis qui

1. Nous avons déjà fait observer antérieurement (dans ces *Archives*, en 1903) [**11**], que dans la capsule de la rate, chez l'*Acanthias*, les fibres les plus fines s'anastomosent en un réseau, dont les trabécules les plus minces semblent se perdre peu à peu dans la substance amorphe.

les lancent soudain dans une direction perpendiculaire à celle qu'elles suivaient tout d'abord, ou leur font même rebrousser chemin.

Comme le montre bien leur section transversale, toutes les fibres fines et moyennes sont aplaties, rubanées, et ce caractère s'accentue avec leur degré de croissance : à partir de 1/4 de μ environ, elles ne gagnent plus que lentement en épaisseur : elles s'élargissent simplement. Et à mesure qu'elles s'élargissent, elles tendent à se cliver longitudinalement en fibrilles. Cette tendance, qu'on aperçoit mieux dans la lame ou dans les quelques lames plus riches en fibres toutes parallèles, souvent déjà moyennes, qui représentent l'aponévrose en certains points, se traduit d'abord par une vague striation longitudinale, bien visible par le picro-noir sous forme de traînées à contours flous, et d'un bleu plus foncé. Puis des dédoublements simples ou multiples apparaissent (on en voit quelques-uns dans la portion d'aponévrose représentée en figure 5 (Pl. VI), et enfin des fibrilles nettes se détachent et apparaissent comme autant de points très serrés, confluents par places, mais pourtant distincts sur la section transversale. En somme, dans la fibre d'abord homogène se différencient à mesure qu'elle grossit des fibrilles secondaires, d'abord assez indistinctes, puis de mieux en mieux limitées. Mais un véritable clivage peut se produire et aller plus loin, en divisant longitudinalement la fibre primitive en deux moitiés qui s'écartent peu à peu (ou même d'emblée en plusieurs fibres secondaires). Il se produit en ce cas une sorte de petite boutonnière allongée qui s'agrandit peu à peu. On en voit une très nette sur la fibre *a* de la figure 8 (Pl. VI) et d'autres plus développées dans la même figure.

Grâce à ce clivage, à ces dédoublements, on trouve fréquemment entre deux fibres moyennes des échanges de fibrilles, qui passent de l'une à l'autre. Dans les fibres fines, que nous étudions particulièrement pour l'instant, on trouve encore de semblables échanges, mais vu la petitesse des éléments il s'agit plutôt ici de véritables divisions ou bifurcations, suivies d'anastomoses. On peut examiner parfois d'assez larges surfaces sans trouver de ces divisions et anastomoses nettes, non douteuses. Mais il en est

d'autres où elles sont fréquentes et donnent naissance par leur répétition à de véritables petits plexus. Tels sont les deux qu'on remarquera facilement dans la partie inférieure de la figure 8 (Pl. VI), l'un à droite, l'autre à gauche. C'est une des raisons qui nous a fait choisir ce point pour le dessiner.

Enfin, nous arrivons à une dernière catégorie de fibres, en continuité avec les précédentes, très rares par places, très nombreuses en d'autres (fig. 4, et bas de la fig. 8, Pl. VI, région médiane), qui méritent le nom de très fines (moins de 1/5 de μ) et excessivement fines, et qui ont quelques caractères particuliers. D'abord elles ont de moins en moins d'élection pour les colorants spécifiques et autres, et les dernières se détachent à peine sur le fond de la membrane. En outre elles ont des coudes beaucoup plus brusques, quelquefois nettement anguleux et non arrondis; elles se ramifient et s'anastomosent davantage et forment ainsi par places de véritables petits réseaux à mailles polygonales[1]. Enfin quelques-unes d'entre elles finissent par disparaître, par se perdre dans la substance amorphe; d'autres, nombreuses, se continuent en se perdant graduellement aussi dans le réseau très finement granuleux et très délicat que nous avons signalé par places comme formé par les dernières expansions du protoplasme granuleux.

Ajoutons encore qu'il existe des régions complètement dépourvues de fibres. On en voit une petite dans la figure 8 (Pl. VI), à droite de la cellule. En ces points la membrane est moins soutenue, elle est plus mince et souvent percée de trous. Elle doit représenter une de ces régions d'épaisseur minimum dont nous avons parlé, et probablement de formation plus récente. Dans les parties superficielles du tissu sous-cutané, on rencontre fréquemment de petites lamelles tout entières qui sont ainsi privées de fibres; elles portent généralement en leur milieu un corps protoplasmique étoilé, très étendu, très riche

1. Les fibres en treillis du foie (*Gitterfasern* d'Oppel) paraissent se continuer avec les fibres conjonctives ordinaires; elles nous semblent peu différentes de ces fibres primitives, et en représenteraient une variété qui ne subirait pas la même modification chimique au cours de son évolution. En ce sens les fibres primitives très fines anastomosées semblent pouvoir être considérées, elles aussi, comme des sortes de fibres en treillis.

en prolongements larges et longs rayonnant sur toute la largeur de la lamelle, qui est, en règle assez générale, trouée et dentelée sur ses bords. C'est pour nous une lamelle encore en voie d'individualisation aux dépens de la cellule centrale. Nous retrouverons à chaque pas des aspects de ce genre à un stade plus jeune. Ceci, joint au fait plus haut constaté de la présence d'une seule cellule sur la plupart des autres lamelles, nous conduira à admettre que le plus souvent chaque lamelle primitive dérive d'une seule cellule.

D. *Relation des trois éléments.* — Quelles sont maintenant les relations de ces trois éléments : lamelle amorphe, cellule et fibre? Les cellules, nous l'avons vu, sont étalées à la surface de la lamelle; les fibres sont très nettement contenues dans son épaisseur même comme le montrent les sections transversales (fig. 2, Pl. V, et fig. 1, Pl. VI). Nous avons constaté très facilement, en dessinant la figure 8 (Pl. VI), que toutes les fibres sans exception, des plus fines aux plus grosses, lorsqu'elles recoupaient les prolongements protoplasmiques, passaient sur un plan plus superficiel. La cellule s'étalait à la face profonde de la lamelle, et nous l'apercevions par transparence à travers elle. Le plus souvent l'accolement est intime et les ramuscules ultimes les plus minces, qui ne renferment plus que des granulations excessivement fines, donnent absolument cette impression qu'ils ne font plus relief à la surface de cette membrane, mais qu'ils sont fusionnés à sa substance même, qu'ils en font partie intégrante. Ce n'est que de façon exceptionnelle que nous avons rencontré une cellule étoilée plus ou moins complètement détachée de la membranule sous-jacente. Un peu moins rarement l'un des prolongements traverse l'espace interlamellaire et va ramper sur l'autre face.

Il existe donc des rapports étroits entre fibres et substance amorphe d'une part, entre celle-ci et le protoplasme granuleux d'autre part. Entre fibres et cellules les rapports semblent moins intimes. On constatera sur la figure 8 (Pl. VI) que les fibres ne suivent aucunement dans leur distribution les prolongements protoplasmiques, et qu'elles sont plus nombreuses en dehors du champ occupé par la cellule que dans ce champ

même. Pourtant il n'en est pas toujours ainsi. On voit parfois une fibre, généralement fine, venir s'accoler à un prolongement à une assez longue distance de son origine, le suivre un certain temps, puis le quitter de nouveau; c'est là une connexion qui semble assez rare et assez fortuite. On remarque d'autre part, sur les coupes tangentielles, qu'il existe souvent un groupe de fibres fines ou même moyennes, accumulées au niveau de chaque amas périnucléaire, ayant souvent une tendance à s'enrouler, à se réfléchir autour de cet amas, sans entrer pourtant en contact très intime avec lui ni avec ses prolongements, comme si les fibres les plus grosses, les plus anciennes, s'étaient formées aux dépens, ou dans la dépendance immédiate de ces amas protoplasmiques, mais sans que rien prouve qu'elles en dérivent directement.

Nous n'aborderons pas ici le problème de la première origine des fibres, problème sur lequel nous aurons à revenir, le matériel que nous a fourni la Torpille, avec les modes de fixation adoptés, étant insuffisant pour traiter la question avec toute la précision qu'exigent les données nouvelles de **Meves** (origine possible aux dépens des chondriosomes). Mais nous devons pourtant discuter la signification du fait signalé plus haut, à savoir qu'il existe en certains points au moins des lamelles un réticulum très finement granuleux où viennent se perdre d'une part certains prolongements protoplasmiques, d'autre part certaines fibres extrêmement fines. Il semble d'abord qu'il y ait là une indication que les fibres les plus fines sortent vers leur extrémité de la lamelle amorphe qui les contenait pour entrer dans le protoplasme granuleux où elles se perdent. Les fibrilles primitives auraient-elles donc émigré du protoplasme granuleux dans la lamelle amorphe? Ce n'est pas impossible *a priori*, mais nous ne croyons pas qu'on puisse se hâter de répondre affirmativement. En effet, nous avons fait remarquer que le réseau granuleux terminal en connexion avec les derniers prolongements protoplasmiques, qu'il semble continuer, est tellement aplati, tellement délicat, si mal limité, qu'il semble situé non plus à la surface, mais dans l'épaisseur même de la membrane avec la substance de laquelle il se confond ; les fibres

ne sortent donc pas en réalité de l'épaisseur de celle-ci [1].

Et nous en arrivons à cette conclusion en ce qui concerne les rapports des trois éléments constitutifs des lamelles, c'est qu'ils sont, *à ce stade tout au moins*, encore si intimement unis qu'il est superflu de chercher à tracer entre eux des limites précises : prolongements protoplasmiques granuleux et fibres se confondent à leurs extrémités avec la substance amorphe et ne font qu'un avec elle, parce qu'ils ont tous les trois une origine commune, la cellule primitive du mésenchyme, comme vont nous le montrer les stades plus jeunes.

Fœtus de Torpedo ocellata de 33 et 36 millimètres.

Nous n'avons pas une série complète d'embryons de Torpille qui nous permette de remonter jusqu'à la première ébauche du tissu sous-cutané; mais l'examen de fœtus de 33 et 36 millimètres va nous donner des indications suffisantes en ce qui concerne la seule chose qui doive nous arrêter ici, l'origine des lamelles.

Les sujets que nous avons particulièrement étudiés étaient fixés au liquide de Flemming ou au sublimé de Heidenhain. Les premiers nous ont permis d'employer la méthode de Bielchowsky, mais avec des résultats moins favorables; le tissu a tendance à trop noircir dans son ensemble, et à devenir comme givreux. Néanmoins on retrouve les aspects vus précédemment, et la simple coloration à l'hématoxyline au fer, ou à la safranine picro-noir, permet d'obtenir des préparations plus jolies.

Les coupes transversales dans la région moyenne du corps nous montrent les faits suivants (fœtus de 36 millimètres). Le derme, encore très peu épais, ne possède guère que de fines fibres légèrement onduleuses, bien moins abondantes et moins régulièrement ordonnées que précédemment bien que déjà dirigées en des plans alternants longitudinaux et transversaux. Il est limité inférieurement par la même zone vasculaire. Le

1. Et on ne les rencontre pas dans l'épaisseur des véritables prolongements protoplasmiques superficiels.

tissu conjonctif lâche sous-cutané, bien plus délicat que chez les embryons plus âgés, plus fragile, souvent disloqué, a déjà une structure lamelleuse bien indiquée, mais où l'on ne trouve plus la belle régularité que nous admirions. Les lamelles sont

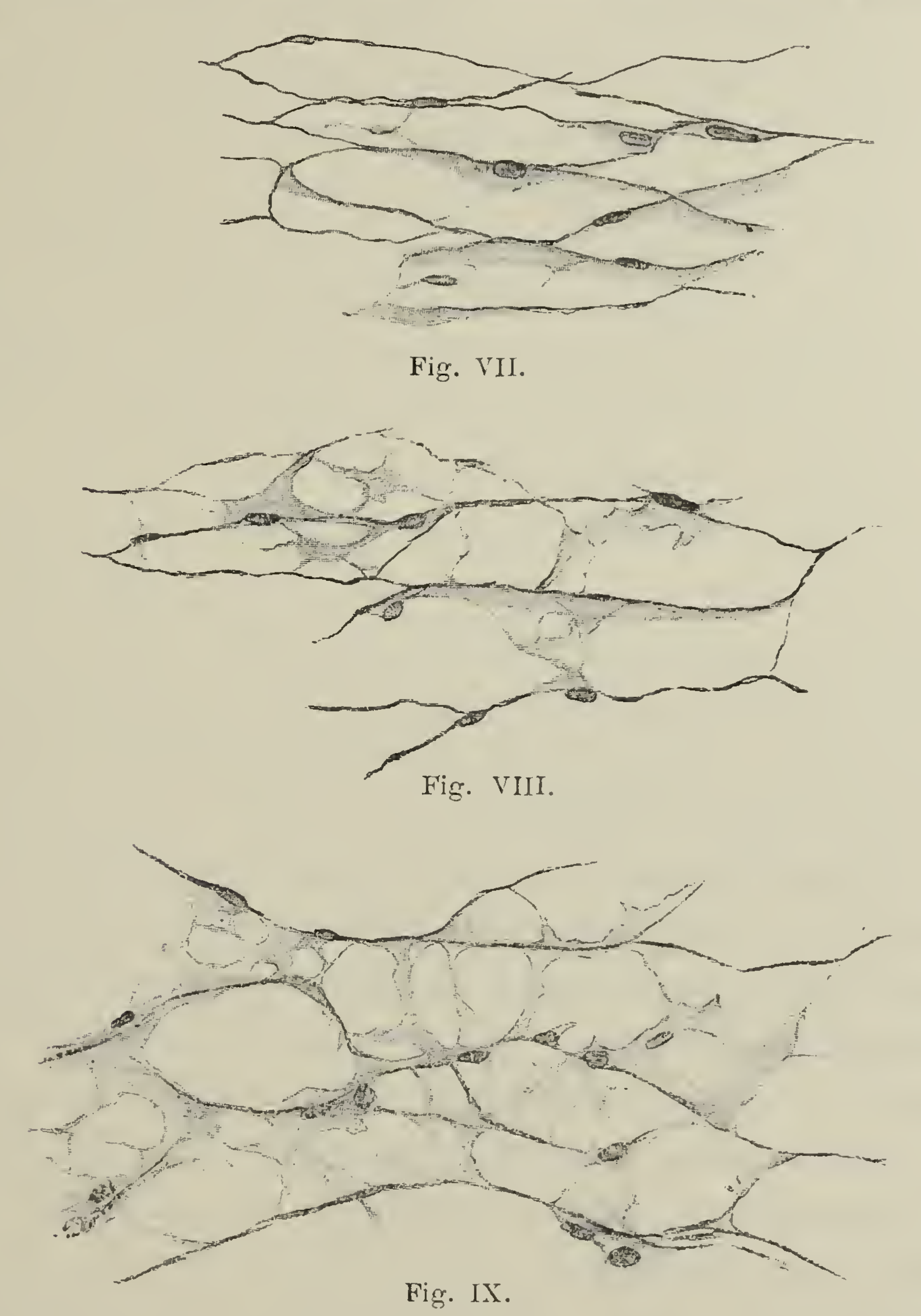


Fig. VII.

Fig. VIII.

Fig. IX.

Fig. VII, VIII, IX. — *Fœtus de Torpille de 33 mm.* — Portions d'une coupe transversale totale. Trois aspects successifs du tissu sous-cutané dorsal pris sur une coupe à mesure qu'on s'éloigne de la région axiale : en VII les lamelles sont déjà assez bien formées; en VIII elles sont encore unies par une dentelle anastomotique; en IX on ne voit plus guère qu'un réseau de cellules aplaties anastomosées, mais avec des plans principaux pourtant plus accentués, parallèles à la surface. — Méthode de Bielchowsky. (Camera, même grossissement que figuré II.)

courtes, repliées en tous sens, zigzaguées, trouées, incomplètes, reliées par de fréquentes anastomoses, délimitant des espaces peu larges, très irréguliers et irrégulièrement cloisonnés. En certains points on aurait quelque peine à reconnaître l'existence de ces membranes si on ne les avait vues antérieurement.

D'ailleurs leur développement est inégalement avancé selon les points, et c'est précisément ce qui va nous permettre de trouver chez un seul sujet plusieurs stades de ce développement.

Prenons par exemple sur un de nos sujets (36 millimètres) le tissu sous-cutané dorsal et étudions-le d'abord au voisinage de la ligne médiane au-dessus du rachis. Dans cette région (Fig. VII), nous retrouvons souvent au moins, un peu plus floue, un peu moins nette, l'image que nous connaissons bien. Des lamelles un peu plus minces, un peu moins tendues, moins rigides, un peu moins régulières, circonscrivent des espaces losangiques. Ceux-ci, généralement un peu moins étendus, sont de place en place traversés par une bride filiforme ou rubanée, protoplasmique ou amorphe.

Mais éloignons-nous de la ligne médiane, nous arrivons par places (Fig. IX) à des points un peu moins avancés dans leur développement, où nous n'apercevons d'abord qu'un réseau de très larges cellules qui tendent à se coucher parallèlement à la surface cutanée, mais qui sont reliées entre elles par des prolongements aliformes et filiformes, les premiers souvent ramifiés, troués, déchiquetés, en une sorte de dentelle, et qui s'anastomosent en tous sens. Les corps cellulaires eux-mêmes, munis de crêtes d'où partent certains des prolongements aliformes, se présentent fréquemment de face ou très obliquement. Mais dans l'ensemble de lignes et de plans entre-croisés qui s'offre au regard, on remarque pourtant certaines travées plus régulières, plus épaisses, plus rigides, continues sur de longs trajets, encore un peu zigzagués, mais tendant pourtant à devenir parallèles à la surface. On se convainc facilement, en les suivant dans la profondeur à l'aide de la vis micrométrique, et là surtout où elles tendent à se coucher obliquement sur le plan du porte-objet, que ce sont déjà de véritables lamelles, constituées par ces larges cellules de tout à l'heure presque fusionnées, mais dont les limites apparaissent encore marquées par de larges trous. La figure VIII nous montre un stade intermédiaire où les prolongements aliformes secondaires et la dentelle anastomotique sont en train de disparaître, et où les plans membraneux principaux se dégagent mieux.

Si au contraire nous nous éloignons encore davantage de la région médiane, jusqu'au contact de l'organe électrique, nous voyons qu'au-dessus de cet organe, presque adhérent au derme, le sous-cutané est réduit au minimum. Il en résulte que la couche épaisse du sous-cutané axial semble venir buter contre son bord et s'enfonce en partie entre lui et les muscles voisins. Au niveau de cet angle, la différenciation est encore moins avancée, les plans lamelleux deviennent méconnaissables, et l'on n'a plus qu'un réseau de cellules plus petites, plus nombreuses, à prolongements extrêmement ramifiés, et qui tendent seulement, par places au moins, à s'aplatir parallèlement à la surface. Ces cellules sont séparées l'une de l'autre par de larges trous dirigés en tous sens, et il n'existe plus ici qu'une sorte de tissu réticulé embryonnaire, à cellules à peine orientées ou sans orientation nette.

L'examen des coupes tangentielles achèvera de nous permettre de suivre ce processus de différenciation des lamelles, et il nous semble préférable de grouper ici en sens inverse les images qui nous y aideront, c'est-à-dire de suivre la véritable marche du développement. Voici par exemple (Pl. VI, fig. 6) un fragment de tissu sous-cutané emprunté à une coupe pratiquée sur notre fœtus le plus jeune (33 millimètres), et au voisinage de l'organe électrique. Les lamelles n'existent évidemment pas encore en ce point. C'est uniquement un réseau de cellules anastomosées, encore petites, à noyaux encore assez épais, plus colorés que par la suite. Pourtant ces éléments, reliés entre eux par des prolongements minces, tordus, spiralés, disparaissant à chaque instant dans un plan plus superficiel ou plus profond, tendent à s'aplatir parallèlement à la surface. Ils sont loin de le faire tous aussi nettement qu'en ce point. Mais on remarquera dans ces corps cellulaires un commencement de différenciation très nette, qu'accentuait, dans le cas particulier, la double coloration safranine picro-noir naphtol. Ce corps en effet est loin d'être constitué de même dans toute son étendue. Le noyau est entouré par du protoplasme granuleux teint en rouge par la safranine, et souvent (cellule *a*) ce protoplasme s'étale assez loin, d'un côté au moins, en une lamelle mince;

mais à une certaine distance, tant sur la lame principale que sur les protongements latéraux qui en partent. les granulations disparaissent peu à peu, et avec elles la teinte rouge. La substance constituant la cellule tend à devenir homogène ou vaguement granulo-striée ; elle se colore à peine, mais c'est le bleu qu'elle prend électivement ; elle présente des irrégularités, des sortes de plis, d'épaississements latéraux, de crêtes, souvent dues au retrait probablement, qui se colorent plus vivement en bleu. Presque tous les prolongements sont ainsi constitués sur la majeure partie de leur étendue, et c'est par eux que les cellules s'anastomosent. La nappe de protoplasme granuleux que nous avons décrite est généralement excentrique par rapport au noyau, reportée presque tout entière d'un côté. Dans d'autres éléments (*b*, *c*), plus ramassés, l'amas protoplasmique est plus épais, mais moins étendu, il constitue la partie basale des principaux prolongements, presque sessiles sur le noyau. Dans d'autres (*d*) il est réduit à fort peu de chose, et la plus grande partie de la cellule a subi la transformation homogène et prend la coloration élective du précollagène ; car nous assistons en effet à une transformation graduelle du protoplasme granuleux en une sorte d'exoplasme homogène. La coloration au Van Gieson (procédé de Hansen) achèvera de nous en convaincre, mais elle donne des images si peu colorées qu'il vaut mieux ne pas les choisir pour le dessin[1].

Au contraire le traitement par l'hématoxyline au fer pendant

1. Nous devons rapprocher de cette description celle (très analogue) que donna **Studnicka** [26] en 1911, chez le têtard de Grenouille. Les travées intercellulaires formant le mesostroma, dit-il, prennent peu à peu un aspect tout différent de celui du plasma cellulaire (*Zellplasma*) avec lequel elles se continuent pourtant sans démarcation bien nette. Elles sont plus homogènes : elles se teignent faiblement mais nettement par l'hématoxyline, tandis que le plasma cellulaire prend encore bien l'éosine et le vert lumière : « la masse de protoplasme dans son ensemble est en train de se différencier en un exoplasme : substance fondamentale, et un endoplasme : cellule ». Mais il n'est pas question de lamelles. **Studnicka** dit simplement qu'à un stade ultérieur le souscutané se transforme complètement en un tissu muqueux (*Gallertgewebe*). constitué d'une substance vitreuse, amorphe. remplie de lacunes, semi-fluide. et traversée de nombreuses fibrilles précollagènes. Il s'y formerait des espaces lymphatiques par agrandissement des lacunes et densification de leurs parois. Les cellules, d'abord rares. qui les tapissent. se multiplieraient pour constituer l'endothélium lymphatique. — Il y a lieu de se demander si l'auteur n'a pas eu là sous les yeux quelque chose de très analogue à nos espaces interlamellaires.

vingt-quatre heures, après vingt-quatre heures de mordançage à l'alun de fer, et non suivi de différenciation, accentue les traits et les ombres. Voici par exemple (Pl. VI, fig. 7) une cellule choisie à peu près dans la même région, mais plus superficielle, et un peu plus avancée dans son développement. Elle nous montre très nettement l'amas protoplasmique granuleux excentrique étendu en mince nappe, et, tout à la phériphérie, les prolongements aplatis, hyalins, tordus en divers sens, et porteurs de stries et d'épaississements plus colorés. Mais ici un pas de plus a été fait dans la différenciation. Le corps cellulaire s'est considérablement élargi et forme une sorte de plaque irrégulièrement découpée, granuleuse en certains points jusqu'à ses bords, homogène en d'autres, avec des restes de traînées de très fins granules dessinant par places un réseau. Ceux-ci semblent bien être des restes du protoplasme granuleux primitif, qui ont résisté jusqu'ici à la transformation homogène, mais se trouvent peu à peu investis et inclus dans la substance amorphe, et deviennent ainsi partie intégrante de la lamelle qu'elle constitue. Nous venons de prononcer le mot de lamelle. Mais n'est-ce pas en effet une véritable petite lamelle embryonnaire que représente à elle seule cette cellule? Comparons-la à celle de la figure 8 (Pl. VI) que nous avons étudiée au stade plus âgé. N'est-ce pas la même formation? avec cette différence que, sur la figure 8 (Pl. VI), la lamelle s'est étendue davantage, fusionnée avec ses voisines sur les bords. Les trous qui l'en séparaient n'ont pas encore complètement disparu. L'endoplasme granuleux (devenu la cellule définitive) a étendu ses prolongements en longueur, tend à ramasser ses granules, à se séparer de plus en plus de la substance hyaline sus-jacente. Celle-ci devient ainsi une lamelle de substance fondamentale amorphe du tissu conjonctif, qu'on peut décrire à part comme un nouvel élément constitutif de ce tissu. Mais nous avons vu qu'elle est loin d'être complètement séparée de l'amas protoplasmique granuleux.

Quant aux fibres, il n'y en avait point encore sur la lamelle de la figure 7 (Pl. VI), si ce n'est peut-être sur quelques-uns des prolongements éloignés. Mais on en trouvait de fines et de très

fines sur un certain nombre d'éléments voisins, surtout s'ils étaient encore un peu plus avancés dans leur développement, et ces fibres étaient presque toutes cantonnées au niveau des portions hyalines.

L'embryon de 33 millimètres sur lequel nous venons de prendre ces exemples était fixé au sublimé de Heidenhain. L'embryon de 36 millimètres, fixé au mélange de Flemming, nous en a donné d'analogues, et nous pourrions reproduire ici des images semblables à la figure 6 (Pl. VI), prises dans une région pourtant où les lamelles étaient déjà assez bien formées mais dans les couches profondes du tissu, moins avancées en évolution. Voici d'autre part un élément plus développé mais très caractéristique (Fig. X). La cellule est déjà transformée en une lamelle comme sur figure 7 (Pl. VI) et avec des caractères analogues. Mais l'amas protoplasmique granuleux, ici très excentrique, est en majeure partie rejeté vers le bas du noyau, et forme plus d'une demi-arcade terminant la lamelle en ce point, et délimitant une maille du réseau. Par cette disposition particulière, le fusionnement intime des portions granuleuses et hyaline est encore mieux mis en évidence; l'une et l'autre à ce moment sont encore bien parties intégrantes du corps cellulaire, et il se trouve que ce sont quelques-unes des portions les plus éloignées du noyau qui ont le mieux conservé, grâce à leur épaisseur, le caractère granuleux. Quelques fines fibres se montrent dans les parties périphériques. Remarquons encore ici la présence d'assez grosses enclaves, réunies par petits groupes, teintes en brun plus ou moins foncé par l'acide osmique, contenant par conséquent sinon de la graisse, tout au moins des lipoïdes, et qui sont évidemment en relation avec l'activité fonctionnelle (probablement rhagiocrine) de la cellule

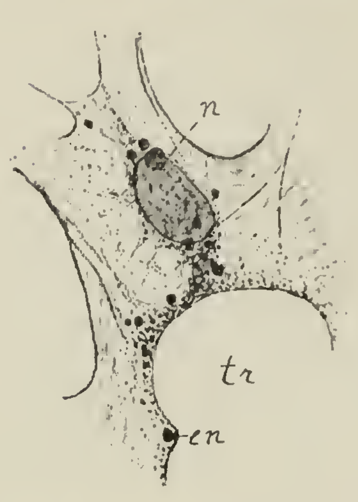


Fig. X. — *Fœtus de Torpille de 36 mm.* — Une cellule en voie de transformation lamelleuse, dont le protoplasme granuleux, très excentrique, est rejeté en partie en bordure d'un large trou *tr*, tandis que des parties bien plus centrales ont déjà subi la transformation en substance amorphe; *en*, enclaves colorées par l'acide osmique; *n*, noyau. — Flemming. — Hématoxyline au fer. (Camera. Obj. ap. Zeiss. imm. homog. 1,5, Oc. 4. Réduit de 1/3 par la photographie.)

en voie de différenciation. Ces enclaves existent à ce moment dans presque tous les éléments, et tendent à disparaître plus tard.

Pour terminer, les Figures XI et XII, toujours empruntées aux coupes tangentielles de l'embryon de 36 millimètres, nous montreront le dernier stade de transition entre le réseau cellulaire primitif et les lamelles. Dans la première nous reconnais-

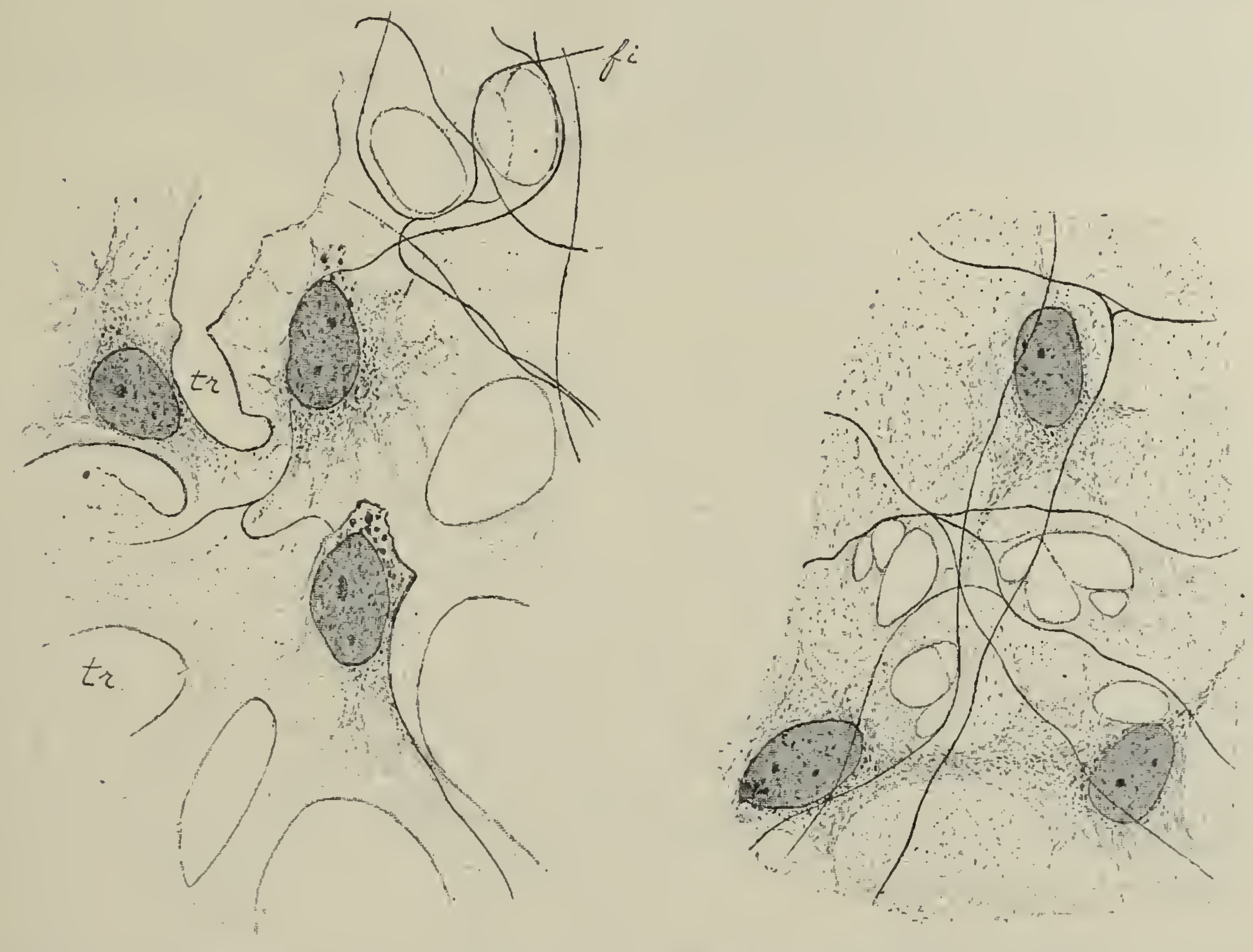


Fig. XI. — *Fœtus de 36 mm.* — Coupe tangentielle du sous-cutané. Groupe de 3 cellules en voie de transformation lamelleuse; l'inférieure et celle de gauche sont situées dans un plan un peu supérieur. Les territoires cellulaires sont encore séparés par de larges trous, *tr*; — *fi*, fibres. — Fixation au Flemming; coloration par la méthode de Bielchowsky. (Grossissement : comme figure X.)

Fig. XII. — *Même sujet.* — Même coupe. — Région plus avancée dans son développement : les trous séparant les trois territoires cellulaires sont réduits au minimum; fibres plus nombreuses. (Même grossissement.)

sons encore les territoires cellulaires tels que nous venons de les étudier. En majeure partie tranformés en lamelles, ils ne sont séparés les uns des autres que par des trous irrégulièrement arrondis ou ovalaires assez larges et assez nombreux encore. Dans la seconde figure ces trous ont diminué de largeur, et sont de moins en moins abondants; les lamelles issues de chaque cellule sont en train de se fusionner bout à bout en de vastes membranes à peu près continues, à peine fenêtrées, anastomosées de plan à plan; les fibres, fines et très fines

encore, deviennent plus nombreuses; (les principales ont seules été représentées ici). Que les trous viennent à n'être plus que de très petites ouvertures rares, exceptionnelles même, nous arriverons au stade décrit primitivement (55 millimètres) et représenté sur la figure 8 (Pl. VI). La transformation lamelleuse est achevée.

Ajoutons que deux embryons de 40 millimètres nous ont montré des aspects absolument analogues, bien que dans l'ensemble la transformation fût un peu plus avancée.

Fœtus de 70 millimètres.

Sur un sujet bien plus âgé, de 70 millimètres de longueur, nous avons retrouvé l'état décrit sur celui de 55 millimètres, avec les lamelles bien achevées, aussi nettes et sans changements bien accentués. Notons seulement que nous n'avons plus aperçu de trous dans les lamelles; ils doivent être devenus excessivement rares, s'ils n'ont complètement disparu. Le substratum amorphe ne semble pas sensiblement plus épais. Les cellules ont conservé la même forme étoilée; leurs prolongements, plus difficiles encore à colorer et probablement plus minces sont peut-être un peu moins étendus. Les fibres ne semblent pas plus abondantes; elles ont un peu grossi et tendent en même temps à s'aplatir; aussi le nombre des fibres moyennes a-t-il augmenté. La résorcine-fuchsine de Weigert commence à mettre en évidence un certain nombre de fines fibres élastiques. Les lamelles, et par conséquent les espaces interlamellaires, ont augmenté de largeur et mesurent maintenant de 150 à 250 µ et davantage (1 1/2 à 2 1/2 dixièmes de millimètre): mais en général on ne trouve le plus souvent, comme précédemment, sur chaque lamelle qu'une seule cellule; elle doit représenter l'élément qui lui a donné naissance.

La Torpille adulte.

Il nous restait à chercher si les dispositions que nous venons de décrire sont des dispositions transitoires, propres au fœtus,

ou si elles persistent chez l'adulte. A cet effet, nous nous sommes procuré des fragments de la peau du dos convenablement orientés, et fixés les uns dans le mélange de Flemming, les autres dans l'alcool. Le tissu sous-cutané avait été enlevé soigneusement avec la peau, et nous avons même coupé de prédilection certains de ces fragments dans lesquels avaient été compris un peu de l'aponévrose et du muscle sous-jacent, afin d'être certain d'étudier le tissu sous-cutané dans toute son épaisseur.

Nous n'avons pas à nous occuper ici du derme. Disons seulement qu'on y retrouve les mêmes couches principales, et qu'il s'est considérablement épaissi, de sorte qu'inversement à ce qui avait lieu chez les jeunes fœtus, c'est maintenant lui qui prédomine de beaucoup par sa masse sur le tissu sous-cutané. Celui-ci est d'ailleurs affaissé, comme comprimé, ses plans serrés l'un contre l'autre, de sorte qu'au premier abord on éprouve une certaine déception : l'aspect semble bien différent de ce qu'il était chez le fœtus.

Pourtant, si les coupes sont moins démonstratives à un premier examen, elles ne sont pas moins intéressantes quand on les étudie de plus près, et nous montrent une structure absolument comparable à celle du fœtus.

En effet, immédiatement au-dessous de la zone inférieure vasculaire du derme, occupée ici par une variété de tissu un peu spéciale, et dans laquelle cheminent les canaux muqueux des organes latéraux, nous arrivons au tissu sous-cutané, limité supérieurement par quelques plans contenant des faisceaux de fibres musculaires lisses. Notre tissu s'étend d'autre part jusqu'à l'aponévrose.

Or, si son ensemble représente une couche relativement peu épaisse, à éléments serrés, nous nous rendons bien vite compte que c'est uniquement parce que les lamelles qui la constituent toujours, au lieu d'être déployées et tendues comme précédemment, sont plus ou moins plissées, tassées, et parce que les espaces qui les séparent sont réduits à de minces fentes et presque effacés. Mais dans les fragments cutanés où manque l'aponévrose, on voit fréquemment de nouveau, dans les parties profondes, ces espaces se déployer, limités comme précé-

demment par de minces rubans découpés par le rasoir dans des membranules continues (Pl. VI, fig. 9). Dans les plans plus superficiels, ces espaces se resserrent, se reploient, mais on trouve des points où des accidents de préparation les ont pourtant déployés jusque dans cette région. Nous avons pu compter une quarantaine de lamelles superposées, par conséquent le nombre des plans a peu varié; le tissu sous-cutané n'en a certainement pas perdu; il semble en avoir plutôt acquis quelques-uns, probablement aux dépens de certaines des fines lamelles les plus superficielles, qui étaient encore à peine individualisées chez le fœtus.

Les dispositions générales sont donc les mêmes; voyons, en analysant les coupes, quels changements secondaires se sont produits.

Là où ils sont bien déployés, les espaces interlamellaires paraissent toujours complètement clos. Nous n'avons pas rencontré de trous capables de les faire communiquer, et s'ils existent ils doivent être exceptionnels. Les espaces se sont simplement élargis, et mesurent maintenant de 2 1/2 à 3,4 ou 5 dixièmes de millimètre. Ils paraissent plus inégaux que précédemment, mais on comprendra que les mesures soient moins faciles dans les conditions où nous nous trouvons ici. Leur accroissement en largeur ne paraît pas exactement proportionnel à l'accroissement de taille des sujets; mais il y a pourtant, autant qu'on peut s'en rendre compte, un certain parallélisme. Nous croyons donc pouvoir admettre que la plupart des espaces interlamellaires que nous trouvons chez l'adulte correspondent à ceux du fœtus, simplement élargis, mais que pourtant il doit s'en être formé un certain nombre de nouveaux. Ces derniers, il est vrai, étaient sans doute représentés à l'état d'ébauche chez nos embryons par les très petits espaces intercalaires limités par de petites lamelles obliques, qu'on rencontrait fréquemment à l'extrémité des grands, et qui n'ont eu également en somme qu'à s'étendre. Comme chaque lamelle limitant la largeur d'un espace était généralement, chez l'embryon, due à la transformation d'une seule cellule initiale, nous avons donc de fortes raisons d'admettre que la plupart des lamelles

de l'adulte, si étendues soient-elles, n'ont pas d'autre origine. Cela ne veut pas dire d'ailleurs que les cellules, après formation de la lamelle amorphe, n'aient pu se multiplier (ou que quelques éléments migrateurs ne soient peut-être venus en augmenter le nombre), et n'aient contribué à son accroissement ultérieur. En effet, bien que les noyaux soient rares, nous en trouvons généralement ici plus d'un dans la largeur d'une lamelle, et parfois deux ou trois et davantage sont assez voisins l'un de l'autre, comme s'ils provenaient de la division d'une même cellule mère. Nous avions du reste, sur un embryon de 36 millimètres, aperçu un de ces éléments en voie de caryocinèse, bien que son exoplasme fût déjà transformé en une lamelle, séparée des voisines par quelques trous seulement, et la Figure XI, d'autre part, montre deux cellules voisines jumelles encore unies par une large anastomose protoplasmique.

La substance fondamentale amorphe. — Le substratum de la lamelle est toujours constitué par la même substance fondamentale amorphe, sur une épaisseur de 1/5 à 1/10 de μ environ. On la distingue parfaitement à l'aide de tous les colorants que nous avons énumérés pour les stades les plus jeunes, notamment par le picro-noir naphtol, qui nous a permis de dessiner la figure 9 (Pl. VI), ou par l'hématoxyline au fer non suivie de décoloration, qui nous a fourni la figure 10 (Pl. VI). Celle-ci, empruntée à une coupe tangentielle, nous montre, vu à plat, un large lambeau de membrane dont une petite partie seulement a été dessinée. Ces larges lambeaux abondent sur les coupes tangentielles un peu épaisses (20 μ). On y voit ici, tendu entre les fibres, le voile diaphane formé par la substance fondamentale, sectionné en haut par le rasoir. Cette substance est, grâce à la très forte coloration, d'un gris pâle violacé, et apparaît vaguement granulo-striée, à la façon d'une mince pellicule qui serait salie à la surface. On se rend compte de la facilité avec laquelle on peut se convaincre de son existence. Dans les lamelles à fibres très abondantes on n'en aperçoi que de petites plages libres entre les fibres entre-croisées. Quand les fibres sont plus rares, comme dans notre figure, la lamelle, sur de larges surfaces, est uniquement constituée

par cette substance. Et il est de ces surfaces bien plus larges encore.

Sur les coupes perpendiculaires à la surface cutanée les rubans découpés dans les lamelles sont souvent plissés, gondolés, et plus difficiles à voir si la coloration n'est pas très forte (par le picro-ponceau par exemple). C'est un aspect que nous ne rencontrions pas sur le fœtus, et qui déroute d'abord un peu. Il est facile de se l'expliquer. D'abord, au lieu d'avoir des tranches totales de l'animal, ce qui empêche la rétraction de la peau, nous n'étudions ici que des fragments d'une peau adulte, où les fibres élastiques se sont développées, et qui se rétracte beaucoup lors de la fixation. Quant au gondolement, quant aux godrons irréguliers que présentent souvent les rubans, il est facile de constater qu'ils sont dus à l'inégale rétraction de la substance amorphe et des fibres sinueuses qu'elle contient.

Les fibres. — Les fibres en effet, qui, sur le fœtus étudié, ne représentaient dans la lamelle que l'accessoire, et qui étaient réduites à de minces filaments, sont devenues par leur masse et leur action mécanique l'élément principal de la lamelle, dont elles constituent la charpente, ou mieux la trame. Dans les lamelles les plus superficielles elles abondent au point de former par places des plans de fibres presque continus, mais de fibres dirigées un peu en tous sens, contrairement à ce qui se passe dans la couche fondamentale du derme, où nous trouvons toujours les plans alternants de fibres, les unes transversales, les autres longitudinales. (Ajoutons au passage que maintenant ces plans dermiques sont reliés entre eux et comme cousus par de grosses fibres suturales perpendiculaires à la surface, ce qui n'arrive pas dans le sous-cutané, où les lamelles restent indépendantes.) Dans les lamelles profondes les fibres sont plus écartées, très éloignées l'une de l'autre par places, très sinueuses, et décrivent les trajets les plus capricieux (Pl. VI, fig. 10).

Parmi elles, on en trouve toujours de fines, celles que le Prof. **Renaut** a appelées ailleurs des fibres de *tramule*, dont quelques-unes semblent encore se perdre dans la membrane ; mais la plupart maintenant sont de grosses fibres, de 5 à 10 μ de largeur (ou tout au moins de belles fibres moyennes), ce qui

n'empêche pas, d'ailleurs, qu'elles ne soient restées très minces. Dans les lamelles profondes, elles ont très souvent moins de 1 μ d'épaisseur, et on les voit même en certains points réduites à une seule assise de fibrilles, et apparaissant sur une section transversale décomposables en une seule file de points. Ces sections montrent qu'elles sont toujours contenues dans l'épaisseur même de la membrane amorphe (Pl. VI, fig. 11), qui se renfle seulement à leur niveau pour les loger. Mais cela n'est pas toujours nécessaire. Comme nous venons de le voir, la fibre peut en effet être réduite à une seule assise de fibrilles dont l'épaisseur ne dépasse pas celle de la membrane. Par places même ces fibrilles s'écartent beaucoup l'une de l'autre et on peut aisément les compter. C'est ce qui se présente, par exemple, figure 10 (Pl. VI) pour le faisceau de fibrilles qui passe sur la partie supérieure du noyau, s'y imprime, et descend ensuite à droite, en se resserrant, puis en s'écartant de nouveau.

Et cela nous permettra de dire que ce qu'on appelle chez l'adulte fibre conjonctive ou faisceau de fibrilles n'a guère d'individualité propre que dans les points où elle est bien isolée, et dans ceux surtout où la substance amorphe qui la réunissait primitivement aux voisines a disparu, ne laissant autour d'elle qu'une gaine, et se continuant en même temps dans son intérieur pour former aux fibrilles une gangue commune. Dans les points que nous venons de signaler, au contraire, les fibrilles courent isolées sur d'assez longs trajets au sein de la lamelle de substance amorphe.

Non seulement elles ont leur trajet propre, mais, comme on le voit bien dans le véritable plexus situé en haut et à gauche, elles peuvent, isolément ou par *petits groupes*, changer complètement de direction, passer dans des fibres voisines. Et il existe ici tellement de ces échanges de fibrilles qu'on peut difficilement leur refuser le nom d'anastomoses. Mais ce sont pourtant, comme nous venons de le voir, des plexus plutôt que des anastomoses, la fibrille conservant son individualité.

L'union est donc demeurée intime entre la substance amorphe et la fibre contenue. Celle-ci, en croissant, s'est simplement élargie. D'abord réduite à une seule fibrille, elle s'est,

en augmentant de volume, clivée en fibrilles secondaires. Fréquemment de petits groupes de ces dernières se sont complètement séparés pour former de nouvelles fibres, ou sont restés par places unis en de véritables plexus par des échanges compliqués de fibrilles.

Les fibres élastiques se sont développées, mais sont relativement peu nombreuses, fines ou moyennes. On en voit deux dans la figure 10 (Pl. VI) (*fé*) dont une assez grosse. Sa présence est un peu exceptionnelle dans ces lamelles profondes. En général les fibres moyennes ou grosses n'existent guère en quantité notable que dans les lamelles très riches en grosses fibres conjonctives, c'est-à-dire surtout dans les superficielles.

Les cellules. — De place en place on aperçoit des noyaux très clairsemés, groupés parfois pourtant par deux, trois ou quatre au voisinage l'un de l'autre. Ces noyaux sont encore plus aplatis que précédemment, souvent réniformes, lobés même, ou portant l'empreinte des fibres ou des fibrilles qui s'y appliquent; ils répondent en un mot assez bien aux noyaux plats multiformes décrits par **Ranvier** et par **Renaut** (dans l'aponévrose fémorale de la Grenouille), et dénommés par ce dernier. Nous n'avons parlé jusqu'ici que de noyaux; en examinant la figure 10 (Pl. VI) on verra en effet que malgré la très forte coloration aucun corps cellulaire n'apparaît autour de celui qui y est figuré; et c'est ainsi qu'ils se présentent généralement. Ce corps a-t-il disparu? Si nous revenons aux coupes perpendiculaires à la surface cutanée, colorées par la safranine suivie de picro-noir, nous retrouvons ces noyaux très allongés, donc très aplatis, se détachant en rouge vif à la surface des lamelles bleues, et là aussi ils paraissent souvent nus. Pourtant l'angle que fait le bord du noyau, si mince soit-il, avec la lamelle, est généralement comblé et comme cimenté par un léger bourrelet coloré en rouge. Autour de certains noyaux même nous croyons apercevoir une zone mince plus large, très finement granuleuse et également colorée en rouge. Le protoplasme granuleux ne semble donc pas avoir complètement disparu, mais il est tout au moins réduit au minimum. C'est vraisemblablement parce qu'il a peu à peu été presque tout entier employé à l'accroisse-

ment de l'exoplasme amorphe. Pour qu'il soit réduit maintenant à un endoplasme presque virtuel, il faut qu'il soit temporairement devenu fonctionnellement inutile (mais il est probable qu'une irritation légère le développerait à nouveau).

En certains points même la transformation semble aller plus loin. Nous avons dit qu'en général les sections transversales montrent nettement ce noyau appliqué par une de ses faces contre une lamelle bleue. En certains cas pourtant nous voyons un léger trait bleu recouvrir aussi son autre face. Il semble alors que la transformation du protoplasme granuleux primitif se soit poursuivie tout autour du noyau, jusqu'à inclusion complète, et que ce noyau gise maintenant à nu, ou entouré d'un endoplasme presque virtuel, dans l'épaisseur même de la lamelle amorphe. (C'est d'ailleurs ce que **Studnicka** [32] a admis ailleurs sous le nom de *Grundsubstanzkern*, et ce qu'il faut vraisemblablement rapprocher de la cellule sommeillante, *Schlummerzelle*, de Rawitz.)

Dans ce cas (et même si le noyau est resté superficiel) sur quel territoire, sur quelle *énergide*, pour employer le mot de **Sachs** et de **Kölliker**, règne ce noyau, sinon sur la lamelle tout entière? ou sur la portion de lamelle qui l'entoure s'il doit partager son influence avec d'autres noyaux voisins? Si la cellule primitive du mésenchyme, en donnant naissance à une lamelle, a fini par perdre complètement ou presque son protoplasme granuleux, elle persiste en somme à l'état d'énergide, au point de vue physiologique, avec un noyau pour centre, et cette énergide correspond (là où il n'y a qu'un seul noyau) à la lamelle entière et à tout ce qu'elle contient. L'endoplasme granuleux étoilé que nous trouvions chez les fœtus de 55 à 70 millimètres ne représentait la cellule qu'au sens ordinaire et restreint du mot; le territoire plus large auquel commandait et n'a cessé de commander le noyau est ce qu'on pourrait appeler « la plus grande cellule », en empruntant ce terme au langage diplomatique, ou avec **Studnicka** [23] la *Gesammtzelle*, c'est-à-dire la cellule au sens le plus large, le *territoire cellulaire total*.

Conclusions.

Ayant en préparation un second mémoire où nous montrerons que les résultats auxquels nous arrivons ici sont largement applicables aux Mammifères, nous ne nous attarderons pas à une discussion qui viendra mieux à son heure plus tard. Et, comme conclusions, nous nous bornerons aussi aux suivantes.

Les fœtus de Torpille nous fournissent un exemple où la structure (ou mieux peut-être l'architecture) lamellaire du tissu conjonctif lâche sous-cutané est de toute évidence.

Cette structure persiste chez l'adulte dans ses traits essentiels.

Chaque lamelle *élémentaire*, chez l'embryon, dérive de la transformation exoplasmique partielle d'une cellule de mésenchyme aplatie parallèlement à la surface et de ses prolongements. Les espaces vides qui la séparaient latéralement des voisines disparaissent peu à peu par suite de l'extension et du fusionnement des lamelles.

Chaque lamelle est essentiellement constituée par une mince membrane de substance fondamentale conjonctive amorphe ou plutôt hyaline [1] (précollagène), contenant dans son épaisseur un nombre plus ou moins considérable de fibres conjonctives, d'abord anastomosées, qui semblent s'y développer. De même que les cellules primitives anastomosées représentaient une sorte de syncytium (symplasme), l'ensemble des lamelles, plus

1. Nous avons continué, dans ce travail, à employer les mots de *substance amorphe* pour parler de la substance désignée sous ce nom par les différents auteurs. Il est bien entendu pourtant que ce nom devient assez inexact là où cette substance se modèle en lamelles : elle n'est plus *dépourvue de forme extérieure* (*formlos*) là où elle devient *lamelliforme*. A la vérité, elle reste bien *dépourvue* de structure (*strukturlos*), et le mot amorphe peut à la rigueur être conservé en ce sens. *Homogène* paraît mieux indiqué, mais dans ce que nous croyons homogène aujourd'hui de nouveaux réactifs ne montreront-ils pas une structure demain? *Hyalin* ne s'applique qu'à une apparence; c'est le mot que nous avons adopté dans une récente communication à la *Société de Biologie* (8 novembre 1913) [30]. Nous avons employé *anhiste* pour la lamelle elle-même; mais le terme est moins applicable à l'ensemble de la substance structurée puisqu'elle est décomposée en lamelles. Nous croyons donc qu'il n'y a pas grand inconvénient à continuer à se servir, à titre provisoire, du mot amorphe, employé par tous antérieurement, et que conserveraient fatalement ceux qui se refuseraient à admettre la division de la substance fondamentale conjonctive en lamelles dans les points où nous l'avons décrite. N'admet-on point en général ce terme pour la plus extérieure des lamelles conjonctives, la vitrée sous-épithéliale?

largement encore unies entre elles, constitue une sorte de *symplasme*[1] *lamellaire hyalin*.

Lille, 25 juillet 1913.

ADDENDUM

Pendant que nous achevions la rédaction et l'impression de ce mémoire, depuis longtemps commencé, nous en avons reçu deux autres, sur lesquels nous aurons à revenir, mais dont nous sommes obligé de dire quelques mots ici : l'un est de **Erik Müller** [28], l'autre est de **Studnicka** [29].

Dans le premier, **Erik Müller**, traitant par la méthode de Bielchowsky de jeunes embryons d'*Acanthias* (18 à 35 mm.) pour étudier le développement des nerfs, a vu cette méthode mettre en outre en évidence, dans le mésenchyme, un très élégant réseau de fines fibres, qu'il considère comme une sorte de trame de soutien primitive, bien distincte, par ses divisions et ses anastomoses surtout, de la trame de fibres collagènes des fœtus âgés et de l'adulte. N'ayant pas suivi les stades intermédiaires, il ne peut dire si ces deux trames ont entre elles des liens génétiques. Il donne de très belles figures de la première. D'après ces figures, et d'après le texte, il est bien évident que ces fibres sont identiques à celles que nous décrivons ici en nous servant, souvent au moins, de la même méthode[2], et, par conséquent, comme tendaient à l'admettre **Hansen**, **Mall**, **Merkel**[3], l'état anastomosé ne représente pour nous qu'un premier stade précollagène de la fibre conjonctive. **Erik Müller** ne parle pas de lamelles, mais il n'y a rien d'étonnant à cela, puisqu'il étudie presque exclusivement des stades où elles

1. Ou *synexoplasme*, pour employer le mot de **Studnicka** (**32**).

2. Et bien que nos fibres anastomosées soient colorables par l'hématoxyline au fer et même par la picro-fuchsine. **Erik Müller**, il est vrai, n'a pas obtenu comme nous ces réactions, mais il est probable que c'est simplement parce que nous nous sommes trouvés, l'un et l'autre, dans des conditions de fixation et de mordançage un peu différentes. Il est peu vraisemblable que, chez deux espèces de Sélaciens, des fibres de même aspect, au même âge, se comportent si différemment.

3. A ces auteurs, cités par **Erik Müller**, il faut peut-être joindre **Studnicka** [25], qui admet (1907) que les fibrilles collagènes proviennent de la transformation de tonofibrilles primitives de la cellule, et sûrement nous-même (1903), qui avons montré les fibrilles se perdant *en réseau* dans la substance amorphe [**11**].

n'étaient pas encore développées. Pourtant il considère la vitrée (*membrana propria* ou *terminans*) comme constituée par ses fines fibres accumulées nombreuses et parallèles immédiatement au-dessous de l'épiderme. La substance qui les englue lui a évidemment échappé : le picro-noir la lui eût, croyons-nous, montrée en ce point, et aussi dans les muscles des fœtus âgés qu'il a examinés. Nous reviendrons ailleurs sur les observations de l'auteur concernant le mode d'apparition des fibres, dont nous ne traitons pas dans ce mémoire.

Du travail de **Studnicka** [29] sur le protoplasme extracellulaire (complétant d'ailleurs un mémoire antérieur) [26], nous n'avons à retenir pour l'instant que ceci. Partant de son *mesostroma primaire* acellulaire, réseau formé de cytodesmes trabéculaires séparés de leurs cellules d'origine, et qu'il peut par conséquent considérer comme extracellulaire, l'auteur en rapproche le mésenchyme vrai, et propose, dans les cas où il existe un réseau net de prolongements ou ponts intercellulaires (*Zellbrückennetz*) de lui appliquer aussi le nom de *mesostroma intercellulaire*. Pour lui, en tous cas, on ne doit considérer comme vraies cellules que les amas de protoplasme périnucléaire, et le reste comme du *protoplasme extracellulaire*. Les corps cellulaires peuvent même disparaître complètement sur de larges surfaces, et l'on a alors sous les yeux un *mesostroma* secondaire libre de cellules. L'expression de protoplasme extracellulaire nous semble beaucoup moins justifiée ici que dans le premier cas, dans les stades au moins où ce protoplasme, granuleux et identique à celui du corps de la cellule, reste en pleine continuité avec lui. Mais la conception de **Studnicka** revêt un intérêt nouveau quand il nous montre que ce *Zellbrückennetz* se modifie bientôt du tout au tout, ses trabécules se transformant en partie en exoplasme ou substance fondamentale, substance interfibrillaire plus homogène, et en partie en fibrilles[1]. Dès lors l'exoplasme tel que nous le décrivons ici se rapproche beaucoup du protoplasme extracellulaire que **Studnicka** admet dans le mésenchyme. Il en est ainsi au moins aux premiers

1. **Mall** [27] a admis antérieurement que la totalité du réseau se transforme en fibrilles, ce qui est évidemment exagéré.

stades, quand la transformation exoplasmique n'a guère atteint que les prolongements. Mais nous avons montré que la même modification s'étend bientôt à la surface du corps cellulaire lui-même, sur une de ses faces tout au moins, formant une sorte de sole, de semelle exoplasmique. Évidemment on pourrait à la rigueur comprendre cette sole dans le protoplasme extracellulaire, mais ce serait un peu exagéré, et on serait alors conduit à identifier les deux termes exoplasme et protoplasme extracellulaire, ce qui n'est pas dans la pensée de Studnicka.

Dans ses recherches actuelles et par le choix de la dernière de ces expressions, l'auteur tchèque tient surtout à se libérer de la théorie cellulaire, qui lui semble étroite et surannée. Mais ne pouvons-nous pas élargir sans la briser cette vieille conception, si vraie et si utile dans son ensemble? Nous savons tous maintenant qu'outre les cellules entrent dans la constitution de l'organisme des symplasmes, et surtout des dérivés cellulaires, dont beaucoup au moins naissent par voie de différenciation, les uns aux dépens de l'élément tout entier, les autres (et c'est ici le cas habituel) aux dépens de certaines parties de l'élément qui lui deviennent peu à peu extérieures, mais qui s'affranchissent plus rarement de sa domination. Nous n'en voulons pour preuves que ces endoplasmes, décrits plus haut par nous, qui y restent inclus ou accolés, et qui, dans le cas de la Torpille adulte peuvent finir, semble-t-il, par se réduire à leur noyau, annexé ainsi en quelque sorte par l'exoplasme, dont il peut devenir partie intégrante, temporairement au moins. Et c'est pourquoi nous préférons la première conception de Studnicka, celle de la *Gesammtzelle*. Nous savons maintenant que la substance fondamentale du tissu conjonctif n'est pas en général quelque chose de primitif, de préexistant aux cellules, comme on l'a cru un moment; nous savons que c'est un dérivé cellulaire ayant la valeur d'un exoplasme. Ne pouvons-nous lui laisser son ancien nom de substance fondamentale *largo sensu* (*Tectoplasma* ou *Bauplasma* de Studnicka), en la considérant comme une sorte de vaste symplasme exoplasmique (ou *synexoplasme* selon le mot de Studnicka lui-même), en partie véritablement amorphe, en partie lamellaire, vivant, agissant, mobile,

qui s'étend dans toutes les portions de l'organisme où pénètre le tissu conjonctif lâche sous sa forme la plus habituelle. Ne pouvons-nous dire que cette substance fondamentale se présente sous deux états : une partie reste à l'état de substance hyaline, l'autre se fibrille en perdant beaucoup de sa vitalité[1], pour acquérir des propriétés plus marquées d'élément de soutien (ceci quel que soit le mode primitif d'apparition des fibrilles, sujet que nous réservons)? Et rien ne nous empêche de continuer à considérer, avec **Ch. Robin**, fibres, lamelles, substance amorphe comme des *éléments anatomiques* non cellulaires, puisque ce sont, au sens vulgaire du mot, les éléments dont l'assemblage constitue l'organisme.

Index bibliographique.

1. Axel Key et Retzius. — Studien in der Anatomie des Nervensystems. *Archiv für mik. Anat.*, Bd. IX, 1873, p. 308.
2. Loeve. — Zur Histologie des Bindegewebes. *Wiener med. Jahrbücher*, III Hft, 1874 (d'après Flemming).
3. Loeve. — Zur Kentniss des Bindegewebes. *Archiv für Anatomie und Phys. — Anat. Abth.*, 1877.
4. W. Flemming. — Beiträge zur Anatomie und Physiologie des Bindegewebes. *Archiv für mik. Anat.*, Bd. XII, 1876, p. 391.
5. Al. Goette. — Kurze Mittheilungen aus der Entwicklungsgeschichte der Unke. *Archiv für mik. Anat.*, 1873, Bd. IX, p. 396.
6. Weigert. — Neue Fragestellungen zur pathologischen Anatomie. *Deutsche med. Wochenschrift*, 1896.
7. Pouchet et Tourneux. — *Précis d'histologie humaine et d'histogénie*. Paris. Masson, 1878.
8. W. Flemming. — Morphologie der Zelle. *Ergebnisse der Anat. und Entwickl.*. Bd. VI, Litt. 1896, Wiesbaden. 1897.
9. Laguesse. — Sur la substance amorphe du tissu conjonctif lâche. *C. R. de la Soc. de Biologie*, séance du 31 octobre 1903, t. LV, p. 1239.
10. Laguesse. — Substance amorphe et lamelles du tissu conjonctif lâche. *C. R. de l'Association des Anatomistes*. Toulouse. 1904. p. 123 à 132 (3 fig.).
11. Laguesse. — Sur l'histogenèse de la fibre collagène et de la substance fondamentale dans la capsule de la rate chez les Sélaciens. *Archives d'Anatomie microscopique*, t. VI, 1903, p. 99 à 169.
12. Ch. Robin. — *Leçons sur les substances amorphes et les blastèmes*. Paris. J.-B. Baillière, 1866.
13. Laguesse. — Développement des lamelles du tissu conjonctif lâche sous-cutané chez le Rat. *C. R. de la Soc. de Biologie*, séance du 29 octobre 1904, t. LVII, p. 329.

1. Contrairement à **Studnicka** nous croyons en effet pouvoir attribuer plus de vitalité à la substance amorphe qu'aux fibrilles. Cette vitalité nous a été notamment démontrée par les transformations qu'elle subit au cours du balancement dans les ilots endocrines.

14. LAGUESSE. — Un exemple bien net d'architecture lamellaire du tissu conjonctif lâche. *C. R. de la Société de Biologie*, octobre 1911, t. LXXI, p. 328.
15. CAMILLO SCHNEIDER. — *Lehrbuch der vergleichenden Histologie der Tiere*. Fischer, Iéna, 1902.
16. SOULIÉ. — Article Foie, in *Traité d'anatomie humaine* de POIRIER et CHARPY, 1[re] édition, Paris, Masson, 1900.
17. FR. MERKEL. — Betrachtungen über die Entwicklung des Bindegewebes. *Anatomische Hefte*, Hft. 115, Bd. XXXVIII, p. 323, 1909.
18. F. MEVES. — Ueber Strukturen in den Zellen des embryonalen Stutzgewebes, sowie ueber die Entstehung der Bindgewebsfibrillen, insbesondere derjenigen der Sehne. *Archiv für. mik. Anat.*, Bd. LXXV, 1910, p. 149.
19. F, CURTIS. — Nos méthodes de coloration élective du tissu conjonctif. *Archives de médecine expérimentale et d'anatomie pathologique*, 1905, p. 603.
20. G. LEVI. — *Monitore zoologico italiano*, 1907, p. 290.
21. RANVIER. — *Leçons d'anatomie générale sur le système musculaire*. Paris, Delahaye, 1880.
22. RANVIER. — *Leçons sur l'histologie du système nerveux*. Paris, Savy, 1878.
23. STUDNICKA. — Schematische Darstellungen zur Entwickelungsgeschichte einiger Gewebe. *Anatomischer Anzeiger*, Bd. XXII, 1903, p. 537.
24. STUDNICKA. — Ueber die Anwendung der Methode von Bielchowsky zur Impregnation von Bindegewebsfibrillen, besonders im Knochen, Dentin, und Hyalinknorpel. *Zeitschrift für wissensch. Mikroskopie und mik. Technik.*, Bd. XXIII, 1906, p. 414.
25. STUDNICKA. — Ueber einige Grundsubstanzgewebe. *Anatomischer Anzeiger*, Bd. XXI, 1907, p. 497.
26. STUDNICKA. — Das Mesenchym und das Mesostroma der Froschlarven und deren Produkte. *Anatomischer Anzeiger*, Bd. XL, 1911, p. 33.
27. MALL. — On the development of the connective tissues from the connective tissue syncytium. *American Journal of Anatomy*, vol. I, n° 3, 1902, p. 329.
28. ERIK MÜLLER. — Untersuchungen über ein faseriges Stützgewebe bei den Embryonen von *Acanthias vulgaris*. — *Kongl. Svenska vetenskapsakademiens Handlingar*, Bd. XLIX, n° 6, 1912.
29. STUDNICKA. — Das extrazelluläre Protoplasma. *Anatomischer Anzeiger*, Bd. XLIV, p. 561, 29 September 1913.
30. LAGUESSE. — Sur l'origine embryonnaire des lamelles de substance conjonctive fondamentale hyaline chez la Torpille. *C. R. de la Société de Biologie*, novembre 1913.
31. LAGUESSE. — Comment se constitue la fibre conjonctive ou faisceau de fibrilles? *C. R. de la Soc. de Biol.*, février 1914.
32. STUDNICKA. — Ueber « Bausubsutanzen » und die Bestandteile des Tierkörpers überhaupt. *Anatomischer Anzeiger*, Bd. XXXIX, 1911, p. 225.

Explication des Planches V et VI.

Tissu conjonctif lâche de Torpedo ocellata : embryon et adulte. — Toutes les figures ont été prises dans le tissu sous-cutané, sauf la figure 1, Pl. VI, empruntée au tissu lâche sous-aponévrotique. Les sujets avaient été fixés au mélange de Flemming fort, sauf celui qui a fourni les figures 6 et 7 (Pl. VI) et qui avait été fixé au sublimé de Heidenhain. — Toutes les figures, sauf la première, qui est à un plus faible grossissement, ont été dessinées à la chambre claire, à l'aide de l'objectif apochromatique à immersion

homogène 1,5 de Zeiss, avec oculaire compensateur 4. (Echelle au bas de la Planche VI.)

Lettres communes à toutes les figures.

la, lamelle amorphe.
fi, fibre conjonctive.
fé, fibre élastique.
cc, cellule conjonctive.
pg, protoplasme granuleux.
sa, substance amorphe.
n, noyau.
tr, trou.
v, vaisseau capillaire.
ap, aponévrose.
de, derme.
ei, espaces interlamellaires.

PLANCHE V.

FIG. 1. — *Fœtus de Torpille de 55 millimètres.* — Coupe transversale à travers toute l'épaisseur du tissu conjonctif lâche sous-cutané depuis le derme *d*, avec sa couche vasculaire *v*, jusqu'à l'aponévrose *ap*. En *ar* une artère. — Les fibres conjonctives ont été imprégnées en noir par la méthode de Bielchowsky. — Tout le tissu est constitué de lamelles amorphes superposées *la*, contenant des fibres en voie de développement dans leur épaisseur, portant les cellules à leur surface, et séparées par des espaces interlamellaires clos, *ei*. — Exceptionnellement cette figure a été dessinée à la chambre claire à un grossissement moyen, d'environ 340 ×, les suivantes étant à un grossissement de 850 diamètre. (Objectif 4, Verick ancien; Oc. compensat. 4, Zeiss.)

FIG. 2. — *Fœtus de 55 millimètres.* — Une lamelle vue de profil, et portant une cellule mince *cc*; fibres en coupe transversale apparaissant comme des points *fi* dans la lamelle-amorphe *la*. — Méthode de Bielchowsky-Levi. (Camera. Zeiss apochr. imm. hom. 1,5. — Oc. comp. 4).

PLANCHE VI.

FIG. 1 — *Fœtus de Torpille de 55 millimètres.* — Coupe transversale. Lamelles du tissu conjonctif sous-aponévrotique, entre l'aponévrose et le muscle coupé en *mu*. — *a*, *b*, lamelles debout, vues en coupe optique; *c*, lamelle très obliquemment couchée. — Les lamelles sont plus délicates encore que dans le sous-cutané. — Autour des fibres musculaires gaines amorphes (sarcolemme) où se développent également des fibres conjonctives. — Méthode de Bielchowsky-Levi. (Camera, Zeiss apochr. imm. hom. 1,5. — Oc. comp. 4, ainsi que toutes les autres figures de la Planche VI.)

FIG. 2. — *Même sujet.* — Pris dans une coupe transversale totale. Ruban du tissu sous-cutané découpé par le rasoir dans une lamelle et couché à plat. Il montre bien la substance amorphe *sa*, et les fibres conjonctives moyennes *mo*, fines, et très fines *fi*, qui rampent dans son épaisseur. — Méthode de Bielchowsky-Levi.

FIG. 3 et 4. — *Même sujet.* — Rubans analogues. Le second montre un nombre considérable de très fines fibres, divisées et anastomosées.

FIG. 5. — *Même sujet.* — Ruban constituant l'aponévrose en un point où elle

Fig. 1.



Fig. 2.

Masson et Cie, éditeurs. Imp. Brodard.

mo fi fi
c.c.

Fig. 2.

mu
e
b
d
c
la
a
ei
ei
mu ei la

Fig. 1.

Fig. 3.

Fig. 5 ap

Fig. 4.

b
sa
p.g
c.c.
a
d
c

Fig. 6.

Echelle 10 20 30 40 50 μ

Masson

Imp. L. Lé

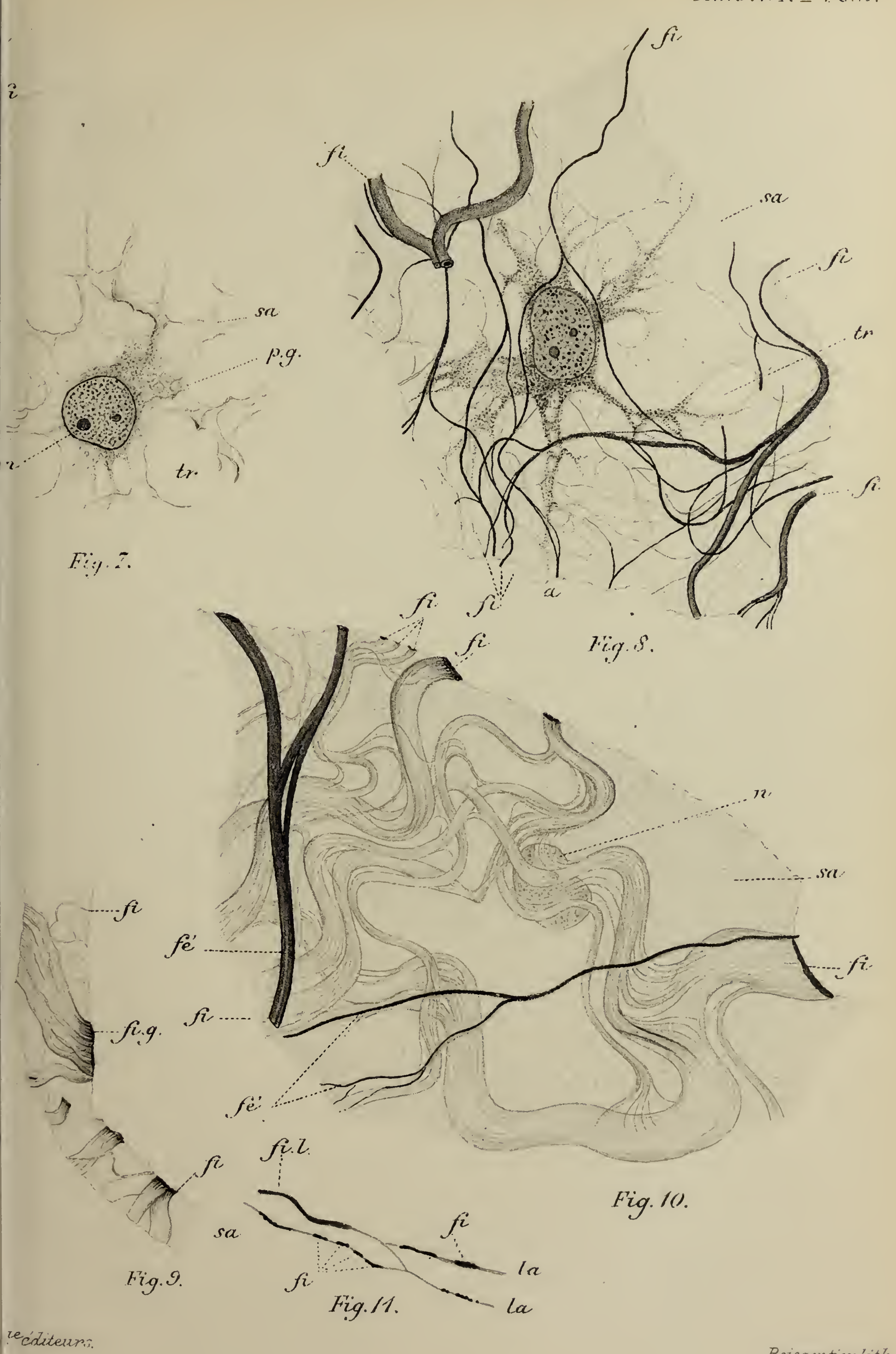


Fig. 7.

Fig. 8.

Fig. 9.

Fig. 10.

Fig. 11.

ie éditeurs.

Boisgontier lith.

ne, Paris.

est réduite à une seule lamelle. — Fibres conjonctives nombreuses, commençant à s'aplatir fortement et à se cliver longitudinalement.

Fig. 6. — *Fœtus de Torpille de 33 millimètres.* — Coupe tangentielle à travers le tissu conjonctif sous-cutané au voisinage du bord de l'organe électrique, où il est à l'état de développement le moins avancé. — On ne voit ici qu'un réseau de cellules anastomosées, mais ces cellules ne possèdent qu'un amas périnucléaire mince de protoplasme granuleux *pg*, qui prend seul la safranine; une partie du corps et tous les prolongements ont subi la différenciation en substance amorphe *sa* vaguement granulo-striée, qui se colore ici en bleu. Sublimé de Heidenhain. — Safranine base suivie de picro-noir naphtol (Curtis).

Fig. 7. — *Même sujet.* — Même région. Une cellule un peu plus avancée dans sa transformation en une lamelle, qui n'est encore unie aux voisines que par des prolongements aplatis, tordus, séparés par de larges trous. — Hématoxyline au fer vingt-quatre heures, non suivie de différenciation.

Fig. 8. — *Fœtus de 55 millimètres.* — Coupe tangentielle à travers le tissu sous-cutané. Une lamelle vue à plat; autour du noyau ce qui reste du protoplasme granuleux primitif, sous forme d'amas périnucléaire étoilé; — *tr*, deux petits trous ont encore persisté à ce stade dans la substance amorphe *sa*; fibres conjonctives nombreuses *fi*, en voie de développement et d'accroissement, formant des amas plexiformes. A gauche et en bas se voit la ligne selon laquelle la lamelle, remontant un peu obliquement, s'est trouvée sectionnée par le rasoir. — Hématoxyline au fer vingt-quatre heures, non suivie de différenciation.

Fig. 9. — *Torpille adulte.* — Un ruban découpé par le rasoir dans les lamelles du sous-cutané, pour comparer aux figures 2, 3, 4. De fines fibres encore, mais surtout des moyennes et des grosses (*fi. g.*), restées pourtant très minces et incluses dans la lamelle amorphe.

Fig. 10. — *Torpille adulte.* — Une lamelle du sous-cutané vue à plat dans une coupe tangentielle. Fibres grosses et moyennes décrivant des plexus compliqués. Elles sont très minces, et les fibrilles constituantes s'écartent parfois l'une de l'autre. En *n* un noyau, pas de corps cellulaire visible autour. — En *fé*, fibres élastiques. Au-dessus section de la lamelle par le rasoir. — Hématoxyline au fer vingt-quatre heures, non suivie de différenciation.

Fig. 11. — *Même sujet.* — Deux lamelles vues en coupe optique, avec une anastomose, et des fibres très aplaties contenues. L'une d'elles, *fi. l.*, est sectionnée en long ou très obliquement. — Safranine, picro-noir naphtol de Curtis.

RECHERCHES
SUR LA SIGNIFICATION PHYSIOLOGIQUE DE L'AMITOSE

Par le Dr J. **DES CILLEULS**

Travail du laboratoire d'histologie de la Faculté de médecine de Nancy.

PLANCHES VII ET VIII.

Depuis leur découverte par **Remak**, en 1841, les phénomènes amitotiques ont suscité toute une série de controverses parmi les cytologistes qui les ont étudiés chez les animaux et les végétaux les plus divers. Les unes ont trait au rôle des centrosomes et des sphères attractives; d'autres s'occupent des rapports qui peuvent exister entre les deux processus mitotique ou amitotique de division cellulaire; certaines visent enfin le problème de la signification physiologique de l'amitose. Cette dernière question a préoccupé tout spécialement les biologistes et les a divisés en deux groupes, suivant qu'ils concèdent ou non un pouvoir régénérateur à la division amitotique. Ce travail a été entrepris dans le but de contribuer à découvrir la solution de ce problème. Mais avant d'exposer le résultat de nos recherches, nous passerons en revue les différentes opinions qui ont été émises sur la signification physiologique de l'amitose.

I. — HISTORIQUE.

Flemming (1882) est un des premiers auteurs qui ait formulé des réserves sur la valeur de l'amitose en tant que mode de division cellulaire. Il ne lui concède un caractère régénératif que chez les Protozoaires et certains Métazoaires. Elle n'appa-

raîtrait chez les Vertébrés et les plantes supérieures que sous l'influence de conditions pathologiques ou en l'absence de matériaux nutritifs apportés aux cellules. Ce serait plutôt un processus de dégénérescence qui aurait pour résultat d'augmenter la surface du noyau en produisant des cellules plurinucléées.

Strasburger (1882) et **Waldeyer** (1888) pensent que tous les noyaux qui doivent servir à l'évolution ultérieure d'un tissu ou d'un organe se divisent mitotiquement, et que l'on ne rencontre l'amitose que dans des noyaux parvenus au terme de leur puissance vitale et destinés à disparaître plus ou moins rapidement.

Ziegler (1891) se rattache à cette opinion et admet que les noyaux qui se divisent directement appartiennent à des cellules nettement différenciées et spécialisées qui ont fini d'évoluer. Avec **vom Rath** (1891-1895), il conclut que toute cellule qui a subi une fois la division amitotique ne peut plus, dans aucune condition, se diviser mitotiquement et qu'elle va au-devant d'une destruction certaine. Les noyaux peuvent peut-être, au préalable, se diviser amitotiquement encore une fois ou deux. La division amitotique n'est pas susceptible de se répéter indéfiniment; le nombre des divisions nucléaires directes successives est restreint, et plus encore le nombre des divisions cellulaires éventuelles. Pour **vom Rath**, l'amitose ne se produit que dans des cellules qui, par suite de spécialisations particulières, président à une fonction intensive d'assimilation, de sécrétion ou d'excrétion; ou bien encore dans de vieilles cellules usées qui n'ont plus qu'un rôle passager. A l'encontre des mitoses, les amitoses ont toujours et partout un caractère dégénératif plus ou moins nettement reconnaissable. Elles ne sont jamais un terme de transition vers la mitose. Elles ne conduisent point au même résultat, et **vom Rath** pense qu'il est tout à fait possible que l'amitose représente un processus absolument indépendant de la division indirecte, n'ayant aucun rapport génétique avec elle. Pour lui, on ne rencontre l'amitose dans les glandes génitales que dans des cellules de soutien ou folliculeuses, ou bien dans des cellules sexuelles qui ne se développent plus et sont en voie de nécrobiose.

A. Grüber (1894), à la suite d'observations sur certains

Unicellulaires, confirme les conclusions de **Ziegler** et **vom Rath**. A son avis, tous les noyaux qui doivent servir à l'évolution ultérieure des tissus se divisent mitotiquement, tandis que l'amitose se rencontre seulement dans les noyaux appelés à disparaître à la suite d'un processus normal ou pathologique.

En 1898, **Plate** arrive à des conclusions différentes. En étudiant la structure histologique des trachées des Janelles, il montre que, dans les deux tiers moyens du conduit aérifère, ces trachées sont revêtues d'un épithélium cylindrique bas, à noyaux ronds, et à striations basales perpendiculaires à la surface d'implantation de la cellule. Les noyaux présentent des modifications remarquables au niveau de la racine de la trachée. Ils renferment une chromatine qui s'allonge en boyaux plus ou moins anastomosés et se divisent amitotiquement d'une façon assez active. **Plate** n'a pu constater de division mitotique. Les observations de l'auteur l'amènent à penser que ces changements de structure nucléaire sont dus à l'activité considérable de la cellule; que le noyau se met en rapport avec le protoplasma en multipliant, autant que possible les surfaces de contact, et que l'amitose possède ici un caractère régénératif. On aperçoit, en effet, dans les trachées, un grand nombre de cellules en voie de dégénérescence. Comme il n'existe pas de figure mitotique susceptible de donner naissance aux nouvelles générations cellulaires, il faut bien admettre que la néo-formation des cellules respiratoires se fait à la suite des nombreuses amitoses observées. Étant donnés les phénomènes de dégénérescence qu'il a vus et décrits, et au cours desquels le noyau peut encore montrer des processus amitotiques très nets, **Plate** pense que l'amitose est un processus de multiplication susceptible de revêtir dans certains cas un caractère agonique.

Toute une série d'auteurs tendent aussi à admettre le pouvoir régénérateur de l'amitose, qu'ils considèrent comme un procédé normal de division cellulaire. Tels sont, par exemple, **Frenzel** (1891), qui aboutit à cette conclusion à la suite de ses recherches sur les glandes intestinales de l'Écrevisse; **Paladino** (1894), **Nicolas** (1894), **Knoll**, qui étudie les cellules san-

guines des Invertébrés et aboutit à une conclusion identique, **Sabatier** dans la spermatogenèse des Crustacés Décapodes, **Chun**, **J. Chatin**, **Child** et **Verson** dans la chrysalide de *Bombyx mori*, **Regaud** dans la spermatogenèse des Mammifères. De même **Lœwit**, à la suite d'observations sur les corpuscules sanguins de l'Écrevisse, pense qu'à côté de la division directe dégénérative, il en existe une autre, régénérative, après laquelle les cellules peuvent continuer à se multiplier.

Ces résultats sont en contradiction complète avec ceux de **vom Rath** et **Ziegler**. Ils nous montrent jusqu'à quel point la question de la signification physiologique de l'amitose est controversée. **Flemming** disait déjà, au début de ses recherches cytologiques sur la division cellulaire, que l'hypothèse affirmant que toute amitose court au-devant d'une dégénérescence certaine reste encore à démontrer, et qu'il en est de même de celle qui énonce que, dans tout tissu ou organe où se produit une consommation continuelle ou périodique de cellules, leur remplacement se fait toujours par voie mitotique. **Flemming** semble d'ailleurs incliner vers le pouvoir régénérateur de la division amitotique, ainsi que le reflètent les recherches de son élève **Meves** sur la spermatogenèse de la Salamandre. **Frenzel** écrivait à la même époque : « Quand on parle de division cellulaire, on doit distinguer deux processus essentiellement différents, d'une part une multiplication cellulaire qui s'accomplit mitotiquement, et qui doit servir à la croissance d'un organe entier ou d'une portion d'organe; d'autre part un remplacement cellulaire (régénération) qui se fait amitotiquement pour remplacer les cellules épuisées par leurs fonctions. » Il basait cette opinion sur ce fait qu'il n'avait jamais rencontré de divisions indirectes dans l'intestin des Crustacés et des Insectes, assertion qui fut dans la suite reconnue inexacte par **Balbiani** (1896).

Verson a vu des amitoses dans les cellules glandulaires de la larve de *Bombyx mori*, et les considère comme l'expression d'un fonctionnement intensif. Il a observé des cellules-mères séminales dérivant d'une grande cellule située dans chaque loge testiculaire, et dont le noyau se divise directement. **Paladino** (1894) rapporte aussi des cas d'amitoses certaines chez les

Mammifères, au cours de la formation placentaire chez le Cobaye.

Dans les glandes génitales, la division amitotique a été placée à la base des lignes spermatogénétiques et ovogénétiques par **Regaud**. Pour cet auteur les spermatogonies se régénèrent, en partie tout au moins, par divisions indirectes dans le testicule du Rat, et **Loisel** a fait une observation identique chez les Oiseaux (1900). D'après ces auteurs, l'amitose ne serait pas un signe de dégénérescence, mais un phénomène de multiplication nucléaire, se produisant dans une masse cytoplasmique qui reste indivise. La délimitation de cette dernière autour du noyau des spermatogonies n'apparaît, en effet, que longtemps après l'amitose nucléaire. De même **Stoeckel** admet que les jeunes ovogonies dans l'ovaire de la Femme se multiplient abondamment par voie amitotique. Ainsi que le font observer **Prenant et Bouin**, cette constatation serait d'une portée théorique considérable, surtout au point de vue de la signification physiologique qu'il faut accorder au processus de la maturation, et à la valeur chromatique des produits sexuels. Enfin, chez le Cobaye, lors de la rénovation de la muqueuse de l'utérus après le part, **Retterer et Lelièvre** ont signalé que les cellules épithéliales donnent naissance, par amitose, à des éléments qui, ultérieurement, se multiplient par voie mitotique.

Les résultats de **Ziegler** et de **vom Rath** ont été repris par **C. de Bruyne** (1897-1899). Les recherches ont porté sur l'épithélium folliculaire ovarique des Hémiptères et Pseudonévroptères, spécialement chez les Insectes suivants : *Nepa cinerea*, *Notonecta glauca*, *Periplaneta orientalis*, *Telephorus fuscus*. Pour lui l'amitose est un phénomène traduisant une hyperactivité végétative qui précède immédiatement la fin de la cellule. Dans la chambre terminale de l'ovaire de *Nepa cinerea*, et dans le germigène de *Notonecta glauca*, il n'a rencontré les divisions amitotiques du noyau que dans les cellules nutritives. Le cytoplasma ne s'y divise jamais, et cette division nucléaire ne conduit même pas à la formation de deux cellules-filles. Il peut se faire que les deux noyaux, nés par amitose, se divisent ensuite soit séparément, soit simultanément par la même voie,

mais jamais ne s'y montre une figure caryocinétique. Tous ces éléments nutritifs finissent par se dissocier et vont au-devant d'une destruction certaine, qui conduit à la production d'une coulée cytoplasmique utilisée par les ovocytes. Dans tous les cas d'amitose qu'il a observés dans l'ovaire d'Insecte, il a remarqué que le caractère dégénératif est surtout franchement accusé quand la division directe du noyau se produit dans une cellule nutritive à cytoplasma hypertrophié, dont les limites extérieures commencent à s'effacer. Il croit, en outre, que la division directe n'est pas le mode primitif de multiplication des cellules, car il a observé une succession toujours dans le même ordre des deux modes de multiplication. « La caryocinèse existe seule, dès l'origine de l'ovariule, et dans toutes ses parties où les tissus sont jeunes ou indifférents; elle y est très fréquente, mais cesse aussitôt que les cellules ont un rôle métabolique à remplir. Pour l'épithélium elle se maintient dans toute l'étendue de l'organe, sauf vers l'extrémité distale pour céder la place à l'amitose. »

D'après **de Bruyne**, l'amitose n'atteint pas le but poursuivi par la caryocinèse. Elle n'engendre pas de nouvelles cellules. Les noyaux qu'elle fournit, soit par une division unique, soit par plusieurs divisions répétées, sont destinées à périr comme le cytoplasma. *Un tel mode de division ne peut avoir engendré la mitose si complexe, et à propriétées génératrices si prononcées.*

De Bruyne ne se prononce pas sur la question de savoir si la mitose a engendré la division directe, ni sur l'indépendance des deux modes de division. Il se rallie en somme aux opinions de **vom Rath** et il conclut que l'amitose apparaît comme un mode de division ayant un caractère dégénératif et n'intervenant jamais dans le phénomène de régénération.

Pacaut, en 1909, conclut que le processus amitotique, dans les systèmes des noyaux géminés des épithéliums cornés des Mammifères est déterminé « par un état de crise du cytoplasma provenant vraisemblablement d'un hypométabolisme, lequel entraîne soit une inanition vis-à-vis de certaines substances, soit une intoxication par des déchets insuffisamment éliminés ». La valeur de l'amitose dépendrait uniquement des causes qui

l'ont produite, et le processus ne serait en soi ni dégénératif, ni régénératif. Telles ne sont pas les conclusions de **Klemensiewicz** (1903). A la suite de recherches sur les processus de division des cellules migratices, dans le sang frais, et dans la cornée enflammée de la Grenouille, il admet qu'au point de vue fonctionnel il ne paraît pas y avoir de différence essentielle entre les deux modes de division cellulaire, mais bien plutôt une série de formes de transition. Les cellules nées par amitose ne sont point vouées à une mort certaine. Elles peuvent continuer à vivre dès qu'elles se trouvent dans des conditions normales. Ses observations lui permettent d'affirmer la régénération par amitose au cours du processus inflammatoire. Les cellules formées par voie amitotique ont une valeur biologique égale à celle des cellules nées par amitose, et lorsque ces dernières régressent, la même cellule peut montrer des phénomènes amitotiques et ultérieurement se diviser de nouveau par caryocinèse. Il n'y a donc aucun contraste entre les deux processus, mais une différence qui est toute de forme, et qui paraît avoir sa raison d'être dans la rapidité du développement. **Hertwig** (1898), après une série d'observations faites sur les Actinies, avait formulé une opinion analogue. Il n'y avait pas, à son avis, de limites entre les deux divisions cellulaires, « car la division du noyau est un événement unique ».

Les conclusions de **J. Thos. Paterson** (1908), qui, sous la direction de **Child**, a étudié les phénomènes amitotiques qui se produisent au cours des phases de développement de l'œuf d'Oiseau, et en particulier du Pigeon, sont différentes aussi de celles de **vom Rath**. Loin d'être un stigmate de dégénérescence, l'amitose joue, à son avis, un rôle primordial dans le développement du blastoderme du Pigeon, et n'est autre que le résultat de conditions physiologiques particulières qui stimulent la division cellulaire. Lors d'un processus rapide de développement, le nombre des amitoses observées est de beaucoup plus considérable que celui des mitoses, alors que l'inverse se produit lors d'un développement relativement lent. Dans les cellules du mésoderme, il a vu clairement la mitose apparaître dans des cellules qui s'étaient antérieurement divisées amitotiquement.

Il a remarqué surtout que les mitoses prédominent dans les régions qui se développent lentement, alors que les amitoses sont au contraire bien plus nombreuses dans celles qui progressent rapidement; mais il a noté aussi qu'une région dans laquelle l'amitose a prédominé peut, après des différenciations ultérieures, en devenir une où la mitose prédomine, et *vice versa*. Il résulte de ces recherches que l'amitose est intimement liée à la mitose; que les divisions nucléaires du blastoderme en voie de développement sont d'abord mitotiques, puis amitotiques ; et que le nombre des amitoses augmente graduellement jusqu'à un maximum après lequel elle décroît.

Un tel conflit d'opinions sur la signification physiologique de l'amitose, a incité certains auteurs à solutionner le problème par l'expérimentation.

Gérasimoff (1892), en soumettant une Spirogyre en pleine caryocinèse à une température voisine de zéro, voit l'évolution mitotique s'arrêter, puis la division nucléaire reprendre et se réaliser par voie directe. Dans le cas du noyau de Spirogyre, la division directe apparaît à la suite d'une modification profonde dans les conditions vitales des cellules. Mais la constatation de ces phénomènes ne permet pas de refuser à l'amitose un pouvoir régénérateur dans d'autres conditions biologiques.

Pfeffer et son élève **Nathanson** ont repris les expériences de **Gérasimoff** et ont réussi à déterminer sur une Spirogyre des divisions amitotiques par l'action de l'éther. Ils ont ensuite reporté les objets dans de l'eau pure et ont retrouvé le processus mitotique dans les noyaux-fils. **Pfeffer** conclut que, chez *Spirogyra*, les divisions mitotiques et amitotiques peuvent se remplacer mutuellement. De même **Hæcker**, par une série d'expériences sur les mitoses de segmentation du *Cyclops brevicornis*, montre que les cellules en voie de mitose active, soumises à des conditions délétères, se reproduisent par voie directe, puis redonnent des cytodiérèses quand on les replace dans un milieu convenable. Il les considère comme des pseudoamitoses, dues à un accident ou à une manifestation morbide.

Balbiani et **Henneguy** (1896) ont, d'autre part, imaginé l'expérience suivante : sur des têtards de Grenouille, dont on a

sectionné la queue, si l'on a soin de maintenir dans l'air humide l'extrémité sectionnée en contact avec la partie postérieure du têtard préalablement anesthésié, on constate qu'au bout d'une heure le fragment rapproché se soude suffisamment pour ne plus se séparer, quand on place les animaux dans l'eau. Cette soudure, toute superficielle, se fait aux dépens des cellules épithéliales, qui prolifèrent rapidement. Ces multiplications se font par voie directe. On retrouve plus tard des divisions indirectes au niveau des points de soudure. Une cellule qui normalement se divise par mitose, peut donc, dans certaines conditions, proliférer par amitose et reprendre ensuite le mode indirect de reproduction cellulaire. A côté de l'amitose qui s'observe dans un grand nombre de cellules âgées et qui aboutit généralement à une fragmentation du noyau, il faut admettre une amitose proliférative, physiologique, plus rapide que la mitose et qui paraît suppléer celle-ci quand les phénomènes compliqués de la caryocinèse n'ont pas le temps de se produire.

Les observations faites par **Henneguy** sur les œufs de Truite en voie de développement le portent à considérer la division directe du noyau comme marquant, en général, le terme de l'évolution de cet élément. La division directe succède à la division indirecte et ne se manifeste que lorsque les noyaux ont déjà perdu une partie de leur vitalité et de leurs fonctions, c'est-à-dire lorsqu'ils ne peuvent plus devenir des centres de formation cellulaires.

En 1897, **P. Bouin**, étudiant les phénomènes cytologiques anormaux dans l'histogenèse et l'atrophie expérimentale du tube séminifère, fait observer que la survenue des amitoses dans les spermatides des testicules en voie d'atrophie, ou dans les grandes cellules sexuelles à l'époque de leur dégénérescence, est jusqu'à un certain point une confirmation de la manière de voir de **Ziegler** et **vom Rath**. Il pense que la division directe n'est autre chose qu'un phénomène de sénescence cellulaire (dans les grandes cellules sexuelles) ou un prodrome dégénératif (spermatides au début de l'atropie expérimentale du testicule). D'autre part les cellules de Sertoli, lors de l'arrêt de la spermatogenèse, offrent une phase d'activité amitotique remar-

quable. Ces divisions directes se font par un mode particulier de clivage, analogue à celui qui avait été observé chez certains Vertébrés inférieurs et Invertébrés.

En somme les recherches expérimentales faites jusqu'ici n'ont pu apporter une solution définitive à la question de savoir si l'amitose a ou n'a pas la signification d'un processus régénératif, et si ce processus est ou n'est pas un stigmate de sénescence cellulaire.

II. — Exposé des faits.

Les recherches que nous avons entreprises, au laboratoire d'histologie de la Faculté de médecine de Nancy, ont eu pour objet d'apporter une contribution aux questions posées ci-dessus et en particulier à la question de savoir si l'amitose est nécessairement un stigmate de sénescence cellulaire. Elles ont porté sur l'épithélium des cornes utérines du Lapin, qui présente dans certaines conditions expérimentales, comme nous allons le voir, des processus amitotiques répétés.

Notre matériel a été prélevé sur des Lapines, élevées au laboratoire jusqu'à l'âge de la puberté, mises en présence du mâle au moment de leur première chaleur, et sacrifiées à intervalles variables, après le rapprochement sexuel.

Les utérus de ces Lapines, chez lesquelles on a déterminé la rupture des follicules mûrs et l'apparition de corps jaunes par coïts non fécondants, présentent une série de modifications de structure qui sont sous la dépendance des corps jaunes (**P. Bouin et P. Ancel**, 1910).

Dès la quarante-troisième heure qui suit le rapprochement sexuel, on note une congestion très marquée de l'utérus. Les cornes utérines sont légèrement augmentées de volume; les couches musculaire et muqueuse sont hypertrophiées; les bourrelets endométriaux se gonflent, et les invaginations glanduliformes deviennent plus nombreuses et plus profondes. La hauteur de l'épithélium superficiel des glandes s'accroît sensiblement, et les cellules cylindriques, qui gardent leurs limites respectives, présentent un très grand nombre de *mitoses* (fig. 1).

Sur une coupe faite au troisième jour, les limites cellulaires sont encore très nettes. Certains noyaux s'étirent verticalement, d'autres restent volumineux et arrondis; on constate à leur intérieur une poussière chromatique abondante où de gros grains prédominent. La congestion est intense, et les capillaires sont nombreux et dilatés.

Ces phénomènes initiaux s'accentuent les jours suivants, jusqu'au septième, comme en témoigne la série des coupes et particulièrement celle du cinquième jour (fig. 2). On note de profondes modifications dans les parois des cornes utérines. Les invaginations glanduliformes sont de plus en plus nombreuses, parallèles les unes aux autres, et le tissu conjonctif du chorion est très richement vascularisé. Les cellules de l'épithélium sont très étroites, aplaties les unes contre les autres, mais on distingue encore leurs limites. Le noyau est allongé, parallèlement au grand axe de la cellule, et son volume est assez considérable; dans quelques cellules on trouve deux ou trois noyaux. Les granulations chromatiques sont nombreuses et orientées longitudinalement; la plupart des noyaux sont étirés, légèrement étranglés en leur milieu et disposés avec une certaine symétrie que rompent, seulement en certains endroits, de très petits noyaux arrondis, riches en chromatine, qui se groupent dans le chorion, puis s'infiltrent entre les grands noyaux. Çà et là, on trouve aussi de grosses cellules épithéliales ciliées, à noyau volumineux riche en chromatine.

Quant aux mitoses, observées dans l'épithélium dès la fin du premier jour qui suit le coït non fécondant, et qui ont donné naissance à tous ces culs-de-sac glandulaires, elles disparaissent peu à peu, et l'on n'en constate plus sur une coupe pratiquée sept jours et vingt heures après le rapprochement sexuel. L'épithélium est alors formé de cellules étroites, à cytoplasma peu abondant et à noyau assez gros, quelques-uns se présentent sous une forme triangulaire, et leur sommet est orienté vers la lumière glandulaire. La plupart affectent une disposition en bissac. On observe nettement sur quelques-uns le début d'un processus de division directe, qui débute par une encoche, et progresse peu à peu perpendiculairement au grand axe

nucléaire. A partir de ce stade, analogue au point de vue de la structure à celui qu'on observe dans l'utérus où les œufs sont en voie de fixation (Bouin et Ancel), on ne constate plus guère de modifications dans le chorion et la musculeuse.

Sur une coupe d'une corne utérine prélevée dix jours après le coït (fig. 3), on voit que l'épithélium est très épaissi et donne l'impression d'une lame cytoplasmique continue où les limites cellulaires ont complètement disparu. Tous les noyaux des cellules épithéliales se divisent amitotiquement, et donnent naissance à une multitude de petits noyaux qui se disposent peu à peu en couches plus ou moins régulières, formant çà et là des amas assez volumineux de noyaux tassés les uns contre les autres. Par endroits, on aperçoit encore des noyaux en amitose rappelant la forme en sablier. La vascularisation est beaucoup moins intense; on ne voit pas de globules blancs dans le chorion de la muqueuse. L'acinèse des noyaux, qui est très active et très rapide, n'est pas suivie de celle du cytoplasma. Ce dernier fait est important à souligner, car certains auteurs admettent que le cytoplasma reste toujours indivis (de Bruyne); d'autres soutenant au contraire qu'il s'étrangle et se divise à la suite du noyau. C'est ainsi que Preusse a signalé la division du cytoplasma dans les cellules folliculeuses de l'ovaire chez *Nepa cinerea*. De Bruyne au contraire, malgré des recherches minutieuses, n'a pas vu un seul exemple de division cytoplasmique. D'ailleurs Preusse semble n'être pas absolument certain que le cytoplasma des cellules folliculaires se segmente toujours après la division du noyau. « Cette question ne pourrait être tranchée, dit-il, que si on pouvait examiner l'épithélium folliculaire à l'état vivant, comme Flemming et Arnold l'ont fait pour les leucocytes, ce qu'il déclare difficile. » Nos recherches viennent donc confirmer l'opinion des auteurs, qui, avec de Bruyne, considèrent que chaque amitose nucléaire n'est pas suivie d'une amitose cytoplasmique.

Vers le quatorzième jour (fig. 4), les noyaux forment des groupes parallèles. Ils sont disposés en îlots ou en files assez régulières à l'intérieur de cellules épithéliales géantes, qui s'individualisent dans le cytoplasma indivis. Ces amas nucléaires

sont constitués d'un nombre variable de noyaux; les uns en comprennent deux ou trois, les autres seize ou vingt, ou plus encore. Nous avons pu constater que ces phénomènes acinétiques intéressent tous les noyaux de l'épithélium des cornes utérines.

L'apparition des cellules géantes plurinucléées marque le début des phénomènes régressifs. Les bourrelets muqueux s'affaissent et les invaginations glanduliformes commencent à s'oblitérer, on peut déjà constater à ce stade, au sein de l'épithélium, des granulations chromatiques qui proviennent de la désintégration des noyaux, dont la grande majorité va disparaître par nécrobiose.

Au seizième jour, les capillaires sont très dilatés, et un grand nombre de leucocytes infiltrent le chorion de la muqueuse (fig. 5). Par endroits, ils sont disposés très régulièrement sur une seule ligne, à la base de l'épithélium glandulaire. Certains vont même jusqu'à s'insinuer entre les groupes nucléaires et gagnent la partie toute superficielle de l'épithélium. A ce moment, la désintégration des noyaux est à son maximum, beaucoup d'entre eux sont en état de pycnose, d'autres dégénèrent par chromatolyse, par pulvérisation chromatique ou caryorrexis. En somme, il s'agit là d'une désintégration nucléaire qui précède l'infiltration leucocytaire. Contrairement à **Kowalevsky** et à **Van Rees** qui reconnaissent un rôle destructeur actif aux phagocytes et qui rejettent toute hypothèse de dégénérescence avant leur arrivée, on peut admettre comme le pensent **Paneth**, **Barfurth** et **de Bruyne**, que l'altération cellulaire exerce une action chimiotaxique positive sur les leucocytes dont elle précipite la venue. Ceux-ci s'emparent des produits de la désintégration cytoplasmique, les absorbent et les digèrent.

Au dix-neuvième jour, la régression de l'utérus est presque terminée. L'épithélium superficiel est mince, les noyaux qui restent ne sont plus disposés que sur une seule couche (fig. 6). On rencontre encore des résidus nucléaires qui vont se résorber peu à peu; le nombre des globules blancs sous l'épithélium est toujours considérable.

Au vingt-cinquième jour, les processus évolutifs sont ter-

minés; l'utérus possède alors le même aspect et la même structure qu'à la période de repos sexuel (fig. 7).

III. — Résumé et conclusion.

Les faits que nous venons de décrire nous montrent donc que l'épithélium des cornes utérines, chez le Lapin, passe successivement par trois phases, lorsque ces animaux ont subi un coït stérile et lorsque cet épithélium a été soumis à la seule action des corps jaunes.

1° La première phase s'étend du premier au septième jour environ après le coït. Elle est caractérisée par des divisions mitotiques nombreuses des cellules épithéliales;

2° La seconde phase s'étend du septième au quinzième jour environ. Elle est marquée par des amitoses nucléaires répétées qui intéressent tous les noyaux épithéliaux dont chacun donne naissance à un grand nombre de noyaux-fils. Ces acinèses ne sont pas suivies de la division du cytoplasma, qui forme à la surface du chorion une lame continue par suite de la disparition des limites intercellulaires;

3° La troisième phase est comprise entre le quinzième et le vingt-cinquième jour environ après le coït. Elle se caractérise par la dégénérescence du plus grand nombre des noyaux formés par amitose, par la nécrobiose d'une grande partie du protoplasma syncytial, par la phagocytose des parties cytoplasmiques dégénérées, et par le retour progressif de l'épithélium à la structure qu'il possède pendant le repos sexuel : les noyaux qui ont échappé à la dégénérescence se disposent régulièrement à la surface du chorion et des membranes cellulaires réapparaissent dans le cytoplasma indivis, y découpant, pour ainsi dire, les hautes cellules cylindriques caractéristiques de l'épithélium utérin normal.

L'épithélium utérin passe par toutes ces phases mitotique, amitotique, de dégénérescence partielle et de restauration au cours de la grossesse, et les présentera cycliquement au cours des grossesses successives.

Ces observations montrent donc que les deux processus de division indirecte et directe peuvent se succéder régulièrement dans les mêmes éléments cellulaires sans affecter en rien leur vitalité. Elles fournissent un exemple absolument net de divisions amitotiques répétées intercalées dans l'évolution d'une famille cellulaire tout à fait vivace.

Ces divisions amitotiques sont susceptibles de se produire plusieurs fois par an, pendant toute la vie génitale de l'animal, sans arrêter leur évolution et sans empêcher leur multiplication par voie caryocinétique. En effet, l'épithélium utérin, revenu à la structure qu'il avait à l'état de repos, repasse par toutes les phases que nous venons de décrire, dès que de nouveaux corps jaunes font leur apparition dans les ovaires.

Ces faits ne démontrent pas que l'amitose possède un pouvoir régénérateur; mais ils permettent de conclure que la division directe n'est pas forcément un stigmate de sénescence cellulaire, et « ne sonne pas toujours le glas funèbre de la cellule », suivant la pittoresque expression de **vom Rath**.

Bibliographie.

Arnold. — Ueber Theilungsvorgänge an der Wanderzellen, ihre progressiven und regressiven Metamorphosen. *Arch. f. mikr. Anat.*, Bd. XXX, 1887.

Balbiani et Henneguy. — Sur la signification physiologique de la division directe. *C. R. Acad. Sc.*, t. CXXIII, n° 4, p. 269-270, 1896.

Bouin (P.). — *Phénomènes cytologiques anormaux dans l'histogenèse et l'atrophie expérimentale du tube séminifère.* Thèse de Nancy, 1897.

— Mitoses et amitoses digénératives dans le testicule jeune et dans le testicule en voie d'atrophie expérimentale. *Bibl. Anat.*, n° 4, 1895.

— A propos du noyau de la cellule de Sertoli. Phénomènes de division amitotique par clivage et nucléodiérèse dans certaines conditions pathologiques. *Bibl. Anat.*, fasc. 5, 1899.

Bouin (P.) et P. Ancel. — Recherches sur les fonctions du corps jaune gestatif. Sur le déterminisme de la préparation de l'utérus à la fixation de l'œuf. *Journal de Physiologie et de Pathologie générale*, janvier 1910.

Boveri. — Zellen Studien. *Jen. Zeits. f. Naturw.*, Bd. XXI, 1887, u. XXII, 1888.

Chatin (J.). — Contribution à l'étude de la division cellulaire directe ou amitotique; ses anomalies; sa valeur fonctionnelle. *C. R. Ac. Sc.*, t. CXXVI, Paris, 1898.

Child (C.-M.). — Studies on the Relation between amitosis and mitosis. *Biol. Bull. marine biol. Labor. Woods Holl, Mass*, vol. XII, n° 2, 1907.

— Amitosis as a Factor in normal and regulatory growth. *Anat. Anz.*, Bd. XXX, n°s 11-12, s. 271-297, 1907.

Chun. — Ueber die Bedeutung der direkten Kerntheilung. *Sitz. Ber. d. physik. œkonom. Gesellsch.*, Kœnigsberg, 1890.

BRUYNE (DE). — Contribution à l'étude physiologique de l'amitose. *Livre Jubilaire du professeur Van Bambeke* et *C. R. Ass. Anatomistes*, 1re s., p. 404, 1899.
— Les cellules doubles. *Verhand der anat. Gesellschaft*, 1897.
FLEMMING. — Amitotische Kernteilung im Blasenepithel des Salamanders. *Arch. f. mikr. Anat.*, Bd. XXXIV, 1889.
— Entwickelung und Stand der Kenntnisse über Amitose. *Ergeb. d. Anat. u. Entwickelungsgeschichte*, Bd. III, 1893.
FRENZEL. — Zur Bedeutung der amitotischen direkten Kerntheilung. *Biol. Centralbl.* Bd. IX, n° 17, 1891.
GERASIMOFF. — Ueber die kernlosen Zellen bei einigen Konjugaten. *Vorläuf. Mittheil.*, Moskau, 1892. et *Bull. de la Soc. Imp. des naturalistes*, Moscou, 1892.
HERTWIG. — Kerntheilung, Richtungskörperbildung und Befruchtung bei *Actinosph. Eichorni. Abh. d. K. bayr. Acad.*, II; cl., Bd. XIX, Abth., 1898.
HENNEGUY. — *Leçons sur la cellule*, p. 388 et suiv., 1896.
JOHNSON. — Amitosis in the embryonal enveloppes of the Scorpion. *Bull. of the museum of compar. zoology Harward Collège.* v, 22, 3, 1892.
KLEMENSIEWICZ. — Ueber Amitose und Mitose. Untersuchungen an Wanderzellen, Eiterzellen und frei lebenden amöboiden Zellen. *Beiträge zur patholog. Anat. und zur all gem. Pathologie*, S. 51-97, 1903.
KNOLL. — Ueber Blutkörperchen bei wirbellosen Thieren. *Sitzungsber. der Wiener Akademie d. Wiss.*, 1893.
KORSCHELT. — Beiträge zur Morphologie und Physiologie des Zellkerns. *Zool. Jahrb.*, Bd. IV, 1889.
KROMPECHER (E.). — Ueber die Mitose mehrkerniger Zellen und die Beziehungen zwischen Mitose und Amitose. *Arch. path. Anat.*, Bd. CXLII, 1895.
LOEWIT. — Ueber amitotische Kernteilung. *Biol. Centralbl.*, Bd. IX n° 17, 1891.
— Ueber Amitose. *Centralbl. f. allg. Path. und Patholog. Anat.*, Bd. I, 1890.
LOISEL. — Le noyau dans la division directe des spermatogonies. *C. R. Soc. Biol.*, Paris, t. LII, n° 4, p. 89-90.
— Division cellulaire directe dans les canalicules séminifères du Moineau. *C. R. Assoc. franç. pour l'avanc. des Sciences*, t. XXVIII.
MEVES. — Ueber amitotische Kerntheilung in der Spermatogonien des Salamanders und das Verhalten der Attraktionssphären bei derselben. *Anat. Anz.*, n° 22, 1891.
NATHANSON. — *Physiologische Untersuchungen über die amitotische Kerntheilung.* Leipzig, 1901.
NICOLAS. — Les bourgeons germinatifs dans l'intestin de la larve de Salamandre. *Bibl. Anat.*, 1894.
NEMILOFF (A.). — Zur Frage der amitotischen Kernteilung bei Wirbeltieren. *Anat. Anzeig.*, S. 352-367, 30 Juli 1903.
PACAUT (M.). — *Les Systèmes de noyaux géminés dans les épithéliums cornés des Mammifères. Contribution à l'étude des amitoses.* Thèse de Paris, 1909, n° 125.
PATTERSON (J.-T.). — Amitosis in the Pigeon's Egg. *Anat. Anzeiger*, p. 117-125, 7 janvier 1908.
PALADINO. — Per l'amitosi nei Vertebrati. Una riposta al W. Flemming. *Anat. Anz.*, X, 1895 et 1896.
PFEFFER. — Ueber die Erzeugung und die physiologische Bedeutung der Amitose. *Ber. d. Math. phys. Cl. d. k. Sächs. Ges. d. Wiss. zu Leipzig*, 1899.
PLATE. — Ueber regenerative Amitose. Degenerationserscheinungen und Phagocytose in der Atemröhren der Janellen. *Arch. mikr. Anat.* Bd. LI, 1898.
PRENANT, BOUIN ET MAILLARD. — *Traité d'Histologie*, 1911.
PREUSSE. — Ueber die amitotische Kerntheilung in den Ovarien der Hemipteren. *Zeit. f. wiss. Zool.*, LIX, 1895.
REGAUD. — Quelques détails sur la division amitotique des noyaux de Sertoli chez le Rat. Sort du nucléole. Deux variétés d'amitose, équivalence ou non équivalence des noyaux-fils. *Verh. anat. Gesell. auf der 14. Vers. in Pavia*, S. 110-124, 1900.
— Contribution à l'étude de la cellule de Sertoli et de la spermatogenèse chez les Mammifères. Modifications de l'épithélium séminal. *Bibliogr. Anat.*, fasc. I, 1899.

Retterer et Lelièvre. — Mitose et amitose lors de la rénovation de l'utérus après le part. *Soc. Biol.*, t. LXVII, 27 nov. 1909.

Sabatier. — De la spermatogenèse chez les Crustacés décapodes. *Travaux de l'Institut de zoologie de Montpellier*, 1893.

Van Bambeke et Van der Stricht. — Caryomitose et division indirecte des cellules à noyau bourgeonnant. *Annales de la Soc. de méd. de Gand*, 1891.

Verson. — Zur Beurtheilung der amitotischen Kerntheilung. *Biol. Centralbl.*, Bd. IX, n° 17, 1891.

Vom Rath. — Ueber den feineren Bau der Drüsenzellen des Kopfes vom *Anilocra mediterranea* Leach im speciellen, und die Amitosenfrage im Allgemeinen. *Zeitsch. f. wiss. Zool.*, Bd. LX, 1895.

— Ueber die Bedeutung der amitostischen Kerntheilung im Hoden. *Zool. Anz.*, n° 373, 1891.

Waldeyer. — Ueber Karyokinese und ihre Beziehung zu den Befruchtungsvorgängen. *Arch. f. mikr. Anat.*, Bd. XXXII, 1888.

Ziegler. — Die biologische Bedeutung der amitotische Kerntheilung im Tierreich. *Biol. Centralbl.*, Bd. X, n° 12-13, 1891.

Explication des planches VII et VIII.

Fig. 1. — Épithélium des cornes utérines de Lapine. quarante-trois heures après le coït non fécondant. — Les cellules cylindriques montrent un grand nombre mitoses. — Oc. 2, obj. 1/12, Hom.

Fig. 2. — Épithélium des cornes utérines de Lapine, cinq jours après le coït non fécondant. — Les cellules épithéliales sont très étroites, aplaties les unes contre les autres, riches en granulations chromatiques. On aperçoit une grosse cellule épithéliale ciliée. — Oc. 2, obj. 1/12, Hom.

Fig. 3. — Épithélium des cornes utérines de Lapine, dix jours et dix-neuf heures après le coït non fécondant. — Les noyaux des cellules épithéliales se divisent amitotiquement et donnent naissance à une multitude de petits noyaux. — Oc. 2, objet 1/12, Hom.

Fig. 4. — Épithélium des cornes utérines de Lapine, quatorze jours après coït non fécondant. — Les noyaux ont subi des processus amitotiques répétés et sont renfermés dans des territoires cellulaires volumineux constituant ainsi de véritables cellules géantes. × 750.

Fig. 5. — Épithélium des cornes utérines de Lapine, seize jours après le coït non fécondant. — Infiltration du chorion de la muqueuse par un grand nombre de leucocytes. Les capillaires y sont nombreux et très dilatés. × 750.

Fig. 6. — Épithélium des cornes utérines de Lapine, dix-neuf jours après coït non fécondant. — On constate la dégénérescence d'un grand nombre de noyaux. Le fond de l'invagination glanduliforme est tapissé par des cellules épithéliales cylindriques ayant fait retour à l'état normal. Le chorion est infiltré de leucocytes. × 750.

Fig. 7. — Épithélium des cornes utérines de Lapine, vingt-cinq jours après le coït non fécondant. — Les processus régressifs sont terminés. L'aspect de l'épithélium est le même qu'à la période de repos sexuel. × 750.

Le gérant : **P. Bouchez.**

Coulommiers. — Imp. Paul BRODARD.

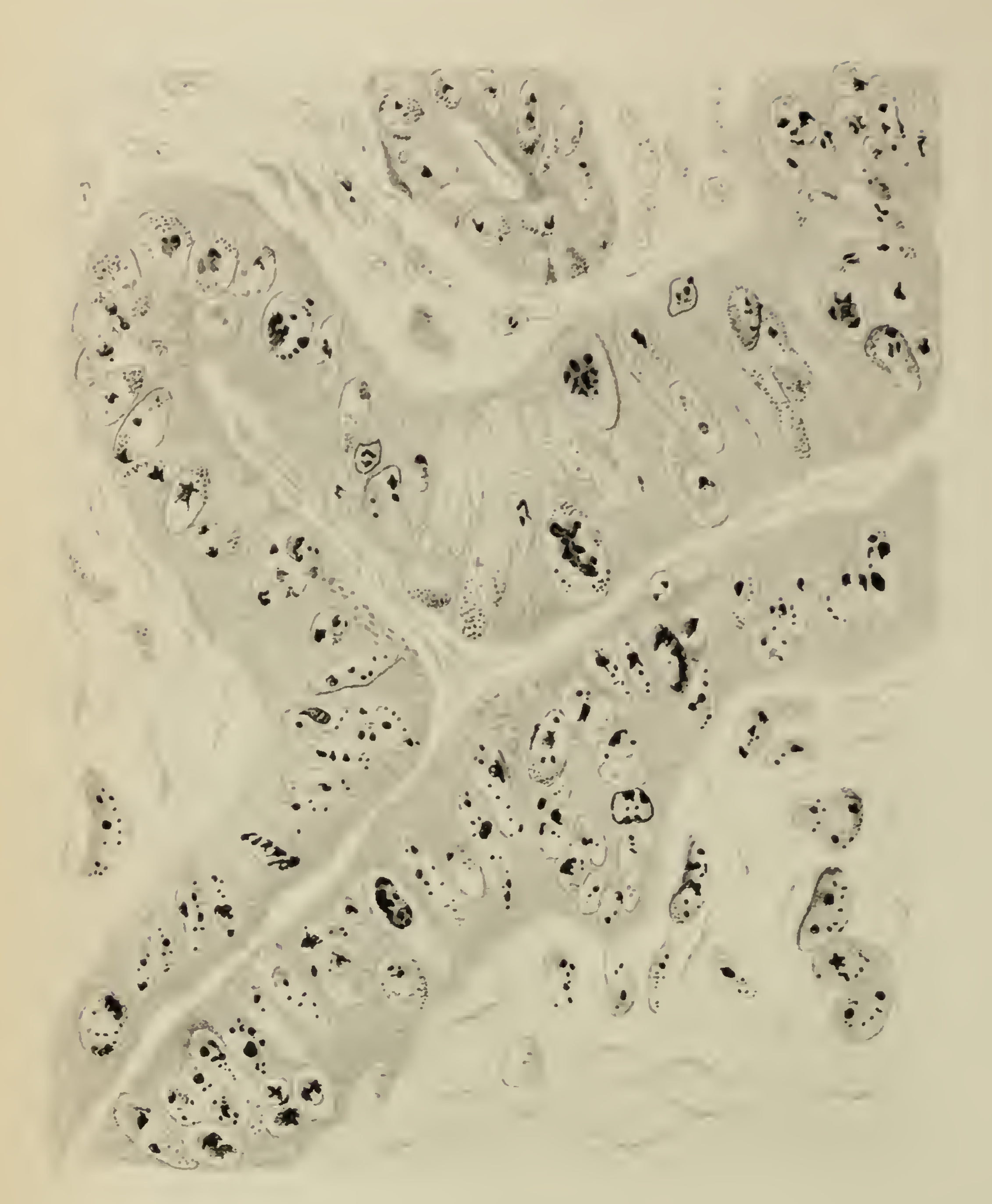


Fig. 1.

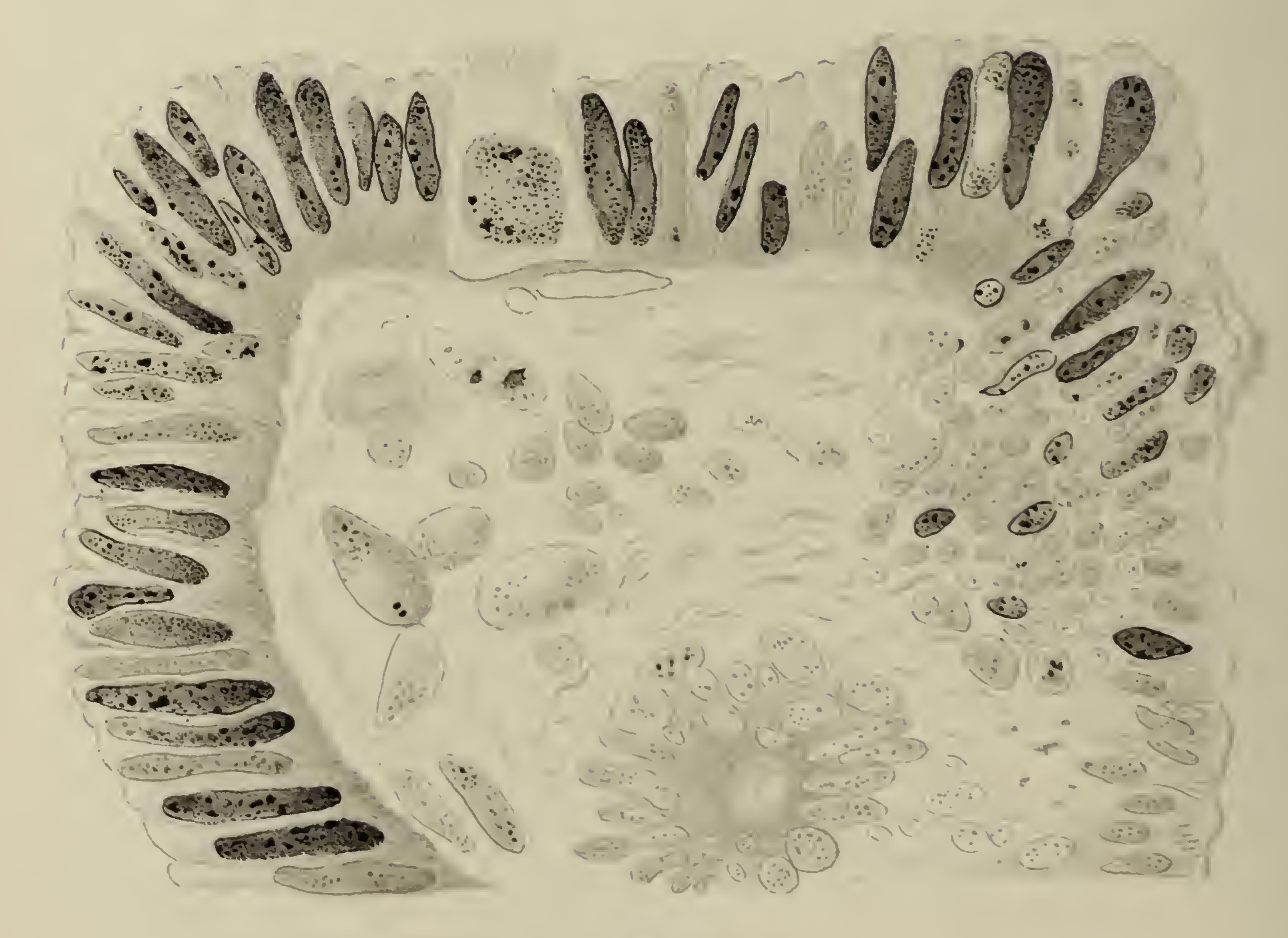


Fig. 2.

des Cilleuls del.

Masson

Imp. L.

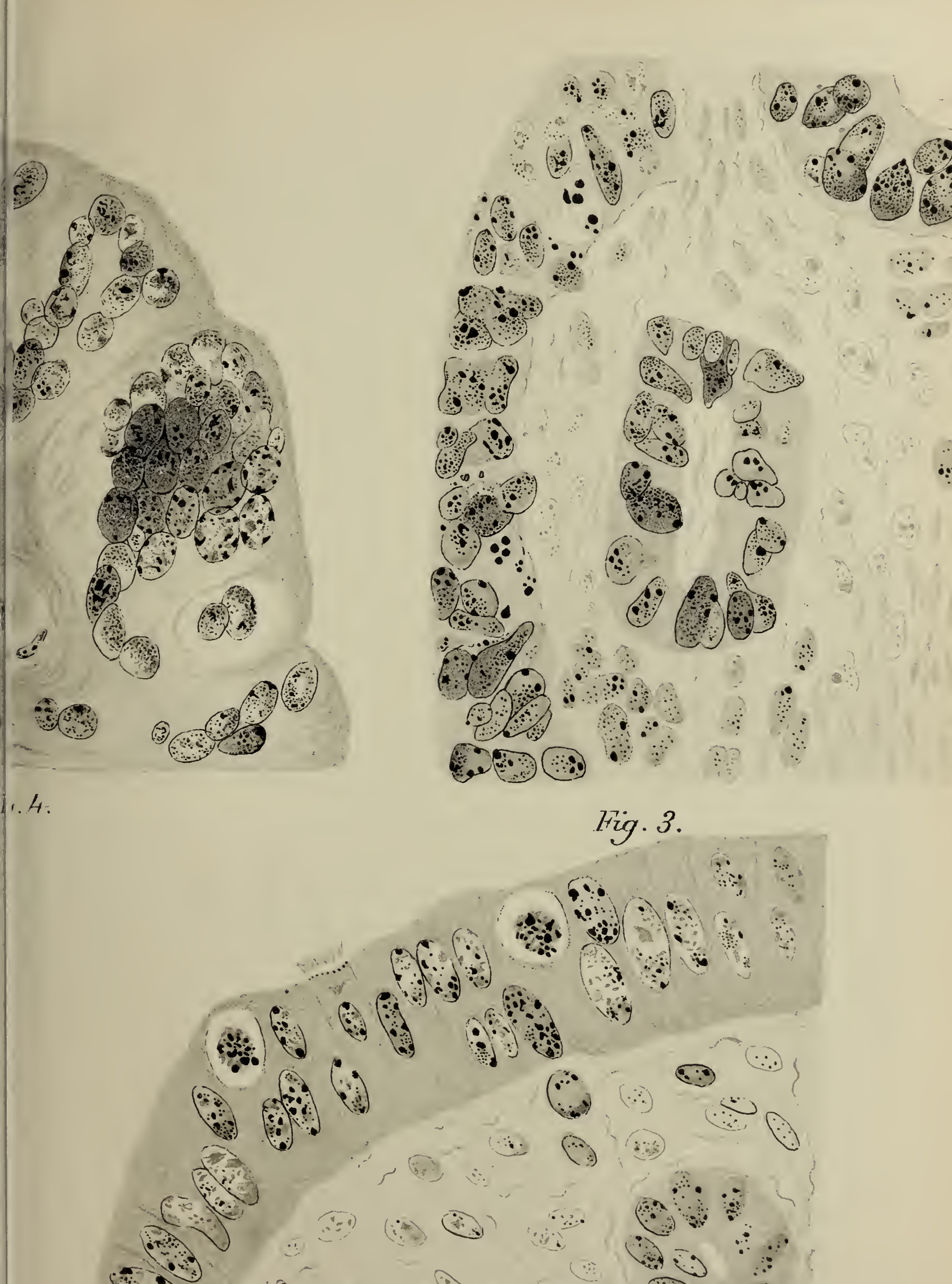


Fig. 7.

Cie editeurs.
taine, Paris.
Boisgontier lith.

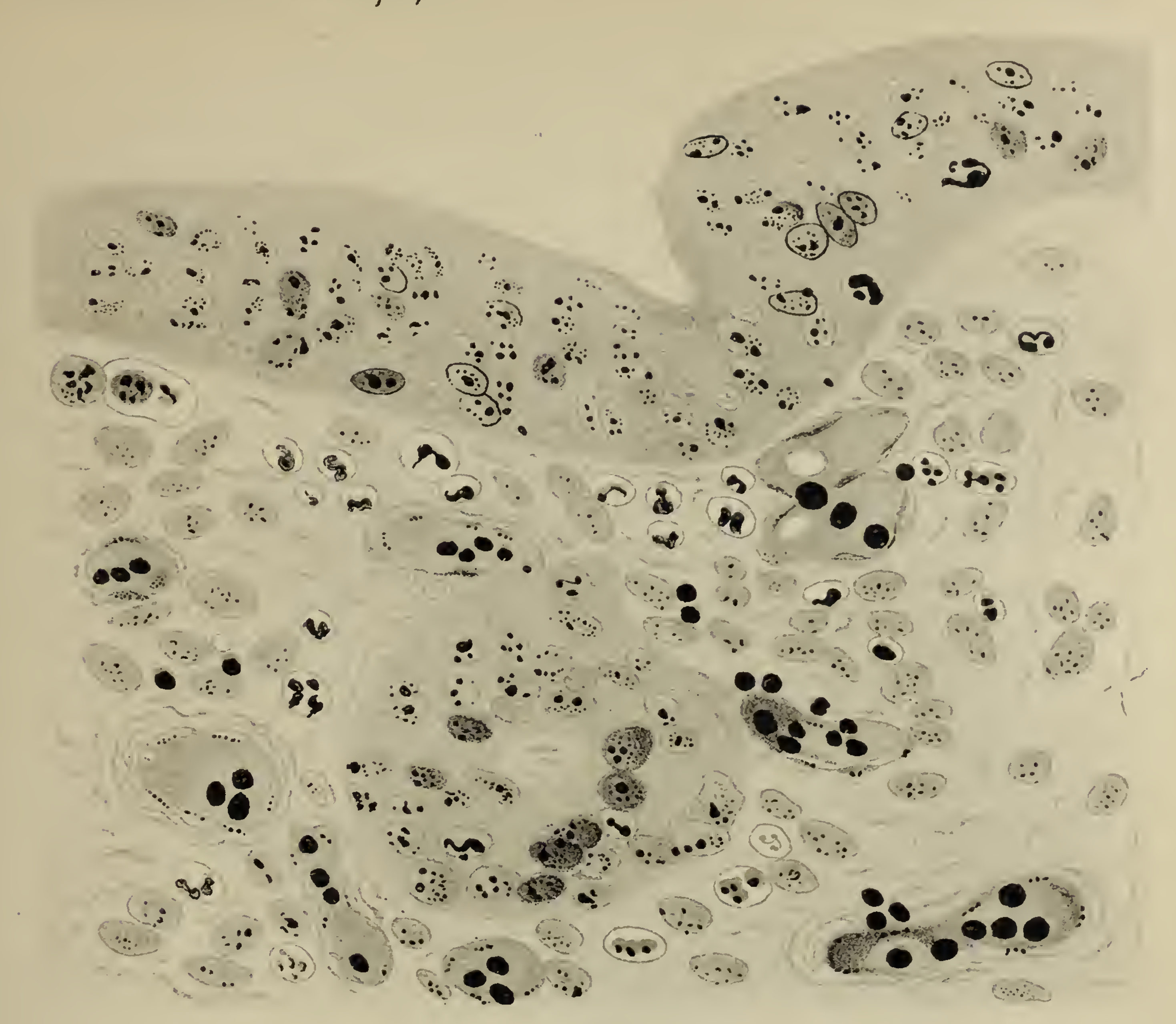


Fig. 5.

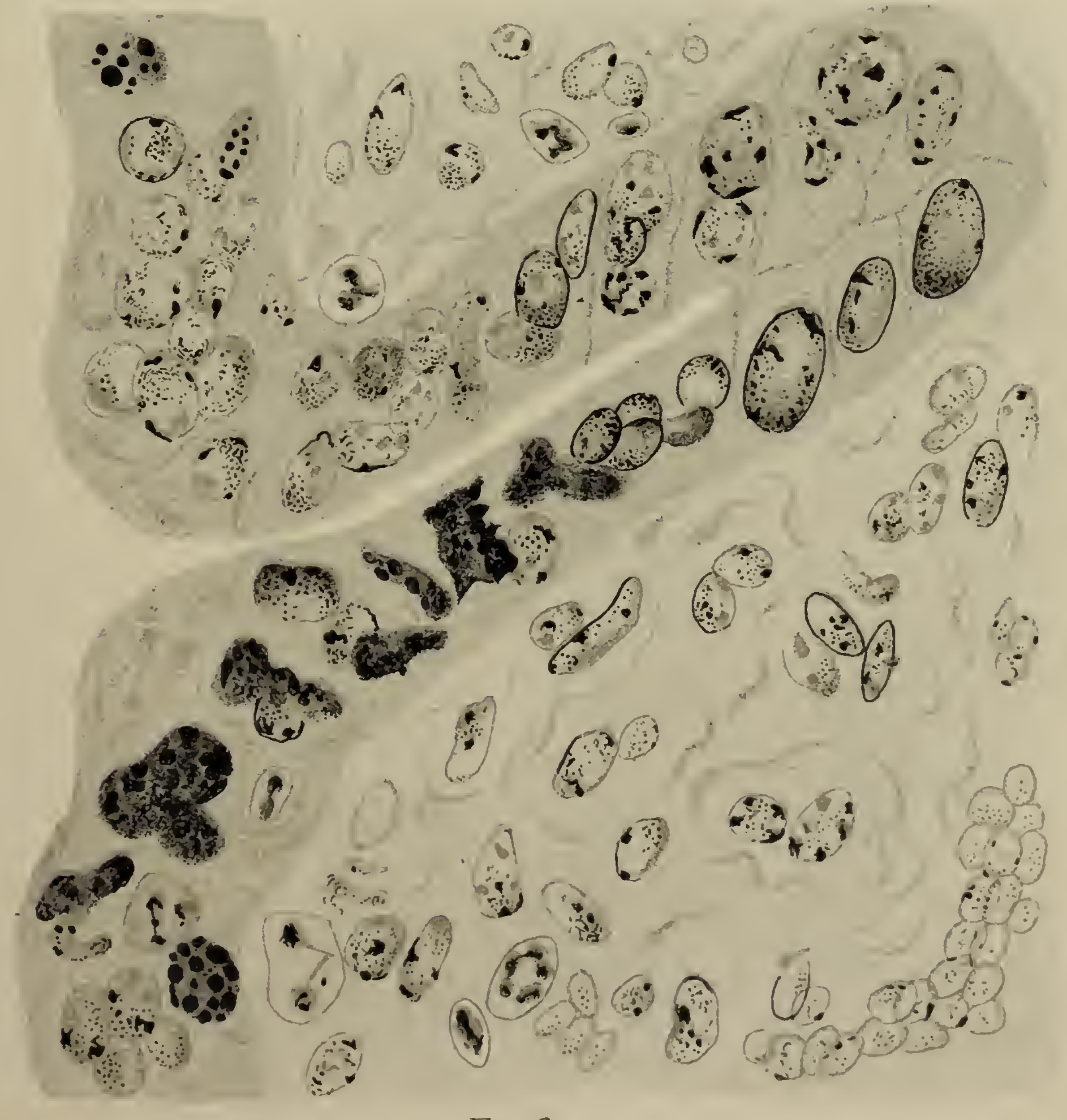


Fig. 6.

des Cilleuls del. Masson et C.ie éditeurs. Boisgontier lith.

Imp. L. Lafontaine, Paris.

CONTRIBUTION

A L'ÉTUDE DES CELLULES NÉVROGLIQUES

SPÉCIALEMENT AU POINT DE VUE DE LEUR ACTIVITÉ FORMATRICE

Par J. **VERNE**

Préparateur à la Faculté de Médecine de Paris.

PLANCHES IX ET X.

FAITS RELATIFS A L'ACTIVITÉ FORMATRICE DE LA NÉVROGLIE

Les rapports des fibres et des corps cellulaires proprement dits des éléments névrogliques ont été et sont encore l'objet de nombreuses controverses. La théorie, soutenue surtout par les histologistes qui ont employé les méthodes chromo-argentiques, donne de la névroglie un schéma purement cellulaire, les fibres n'étant pour elle que les simples prolongements de la cellule même. Cette interprétation rallie les suffrages de bien peu d'histologistes à l'heure actuelle.

Mais à côté, la majorité des chercheurs, on le sait, s'accorde à reconnaître qu'il existe, outre les cellules, des fibres spéciales, « différentes du protoplasma cellulaire par leurs caractères physiques et chimiques, par leur consistance et par leurs réactions vis-à-vis des digérants et que ces fibres sont élaborées par le protoplasma de la cellule névroglique, dont elles sont une différenciation spécifique » (**Prenant**). Les uns admettent que ces fibres ne sont que les prolongements différenciés des cellules névrogliques et n'en sont jamais indépendantes ; les autres soutiennent que ces fibres se différencient dans le protoplasma même et qu'elles en deviennent par la suite complètement indépendantes.

Je reviendrai sur ces deux théories dans mes conclusions; nous n'avons pas, pour le moment, à examiner laquelle est le plus conforme à la réalité ; il nous suffit de retenir que, quelle que soit celle des deux à laquelle on se rattache, on admet que les fibres sont élaborées par les cellules névrogliques, et c'est là une première preuve indiscutable de l'activité formatrice de ces éléments. Tous les caractères contenus dans la citation ci-dessus du traité du professeur **Prenant** démontrent amplement que l'on a à faire dans ces fibres à des portions différenciées du protoplasma primitif, et ce sont les caractères nécessaires et suffisants pour établir qu'elles sont le résultat de cette activité formatrice. Aussi la question revient-elle à se poser ainsi : en dehors et en plus des phénomènes qui déterminent la production du riche réseau de fibres, les éléments névrogliques bornent-ils là leur activité, ou sont-ils capables de présenter d'autres phénomènes formateurs?

Au cours de l'exposé de mes recherches personnelles, nous verrons que la réponse à cette question doit être affirmative, mais je vais auparavant examiner dans ce chapitre les observations des histologistes, qui ont décrit ou signalé des faits venant corroborer l'exactitude de cette hypothèse. J'ai réuni les faits ayant trait aussi bien aux éléments épendymaires qu'aux éléments névrogliques. L'histogenèse comme l'histologie invitent à ce rapprochement : les derniers de ces éléments n'étant, somme toute, que des spongioblastes ayant émigré dans l'intérieur de la paroi. Je ne rappelle que pour mémoire les phénomènes d'ordre nettement sécrétoire, que de nombreux histologistes ont signalés dans les toiles choroïdiennes (**Pettit**, **Lœper**, **Studnicka**, etc.); ces formations sont trop à part pour pouvoir rentrer dans le cadre de ces faits. Elles représentent, on le sait, la paroi du tube cérébral embryonnaire non différenciée et demeurée à l'état épithélial.

Fuchs, dans son travail paru en 1904, s'est élevé contre l'opinion classique qui considère les cellules épendymaires comme des éléments à cils vibratiles et a rapproché ces cellules de celles de l'épididyme. Ce ne sont pas des cellules vibratiles, mais avant tout sécrétrices. Déjà les cellules du fœtus montrent

des grains dans leur protoplasma. Ce sont certainement des grains de sécrétion, car on les voit émigrer dans la lumière du canal central. Chez le Cobaye adulte on constate les mêmes grains, d'ailleurs analogues à ceux du vas epididymis, et, comme là, ils proviendraient du noyau. Le rôle principal et primitif de l'épendyme consiste assurément dans la sécrétion, comme le prouve ce fait que le processus sécrétoire peut s'observer à tous les âges de la vie, et qu'on peut d'autre part le constater alors qu'il n'existe pas trace de cils. **Van der Stricht** est d'un avis analogue (d'après **Fuchs**).

Le lobe nerveux de l'hypophyse a été l'objet d'un nombre considérable de travaux. On a cru voir en lui un simple vestige conjonctivo-névroglique et, à côté, d'autres auteurs en ont fait le siège de processus sécrétoires des plus nets. **Joris**, après avoir longtemps refusé toute signification sécrétoire au lobe neuro-hypophysaire, est revenu sur ses opinions premières et il admet qu'il constitue en réalité une glande en pleine activité. Il y a décrit de petites vésicules remplies de matière colloïde et il attribue leur formation à l'activité de cellules épendymaires, éparses au sein de la neuro-hypophyse. **Kohn** admet que les cellules pigmentaires qu'on rencontre dans cette portion sont de nature névroglique. **Soyer** et **V. Jonnesco**, après lui, sont d'un avis semblable; **Soyer** admet que ces cellules pigmentaires se transforment par la suite en cellules à granulations éosinophiles. **Jonnesco** retourne cette théorie; pour lui les éosinophiles deviennent pigmentaires.

La glande pinéale, qui est formée presque uniquement de névroglie est généralement aussi considérée par les auteurs comme ayant une valeur sécrétoire. Comme j'ai consacré une partie de mes recherches personnelles à préciser et à établir le fait de la présence de phénomènes montrant l'activité des éléments névrogliques dans cet organe, j'estime que la revue des opinions trouvera mieux sa place à ce moment. Aussi je me contente de le signaler ici pour compléter l'exposé des faits.

Si l'on envisage la névroglie disséminée dans les centres nerveux, il convient de signaler que, depuis longtemps déjà, **Renaut** avait décrit des grains dans les cellules névrogliques,

et, en raison de leur constance, il les avait appelés grains indicateurs de la névroglie. Peut-être faut-il rapprocher de ces formations celles décrites par **Boll**, sous le nom de *givre*. Toujours est-il que ces grains restaient énigmatiques. Ce n'est qu'en 1910, c'est-à-dire de longues années plus tard, que **von Fieandt** décrivit des grains extrêmement fins dans les cellules névrogliques et il les appela *gliosomes*. **Held** a observé, dans les cellules névrogliques voisines des vaisseaux et situées dans la gaine lymphatique de **Robin**, des phénomènes qu'il considère comme sécrétoires. Les cellules augmentent de volume. Leur protoplasma se charge de grains ; ces grains sont les uns colorables par l'hématoxyline ferrique, les autres par la fuchsine acide, les grains fuchsinophiles devenant de plus en plus nombreux. On pourrait même voir le protoplasma entier de ces cellules se détacher et disparaître ; il s'agirait là d'un processus de sécrétion holocrine véritable. Il serait permis de se demander si l'on a réellement affaire à des cellules névrogliques plutôt qu'à des leucocytes. Leur situation permet d'émettre des doutes.

Christian, étudiant des tératomes, a signalé des taches dans le protoplasma des cellules névrogliques que l'on rencontre toujours dans ces tumeurs.

Depuis longtemps déjà **Obersteiner** a relevé, dans les éléments névrogliques, la présence de grains brillants et il est d'avis qu'ils pourraient représenter l'origine des corpuscules amylacés, si fréquents, dans certains cas, dans la substance blanche. Cette vue paraît assez justifiée, car il est connu que les corps amylacés sont surtout abondants à la périphérie de la moelle et autour du canal de l'épendyme, c'est-à-dire là où la névroglie est bien développée, formant les couches marginale et péri-épendymaire.

Enfin, comme dans toute formation cellulaire, on a recherché et décrit des mitochondries dans les cellules névrogliques. Les trois auteurs dont je vais maintenant rappeler les travaux ont porté leur attention sur le chondriome de ces éléments et tendent à leur attribuer une fonction de sécrétion.

Nageotte admet que la totalité des granulations, situées dans la substance grise en dehors du protoplasma des cellules ner-

veuses, appartiennent en réalité à la névroglie. Les phénomènes, qu'il a observés, seraient en tous points comparables à ceux décrits par **Altmann** dans les cellules glandulaires. Par la méthode de **Benda**, il retrouve des mitochondries et ces formations seraient visibles à l'état frais, dans les préparations faites par étalement. Pensant qu'il ne s'agit pas là d'un produit de désassimilation, **Nageotte** conclut que la névroglie est une glande interstitielle annexée au système nerveux.

Mawas aboutit à une semblable conclusion. Dans un premier travail, il démontre l'activité sécrétoire des cellules de la rétine ciliaire, qu'il considère comme d'ordre névroglique. En ce qui concerne les cellules épendymaires et névrogliques proprement dites, il se base, pour affirmer les caractères glandulaires, d'abord sur la variation de chromaticité des noyaux, à laquelle, avec l'école lyonnaise, il semble attacher une importance capitale, ensuite sur l'existence de chondriocontes, d'enclaves et de vésicules lipoïdes, « de tous points comparables à la myéline ».

Collin a repris la question des mitochondries des cellules névrogliques et ses observations contrôlent celles de **Nageotte** et de **Mawas**. Les neurones de la substance grise baignent dans un semis très dense de fines granulations de nature lipoïde et d'origine névroglique. Quant aux cellules névrogliques à expansions longues de la substance blanche, les moins riches en fibres semblent posséder le plus de mitochondries. Les gliocytes s'anastomosent par leurs prolongements et ce sont ces prolongements qui sont bourrés de granulations, le protoplasma périnucléaire en étant généralement dépourvu. Autour des vaisseaux sanguins, il y a également toujours accumulation de mitochondries.

RECHERCHES PERSONNELLES

Je me suis adressé à des organes où la différenciation au cours du développement s'est faite tout au bénéfice de la névroglie. Ils me paraissent constituer un matériel de choix pour étudier ce tissu, aucun élément étranger ne venant modifier

par sa présence les conditions d'observation. C'est d'abord une formation très peu connue, même au point de vue de l'anatomie microscopique, qui termine la moelle épinière d'un certain nombre de Poissons. L'autre organe que j'ai étudié est plus connu : c'est la glande pinéale; mais j'eus la chance d'avoir le précieux appoint de pièces provenant d'un supplicié que je dois à la grande bienveillance de mon maître, M. le professeur Prenant. C'est grâce à ses savants conseils que j'ai pu entreprendre et mener à bien ce travail. Je suis heureux de lui renouveler ici l'expression de ma profonde reconnaissance et de mon respectueux attachement.

Avant de passer à l'exposé de mes recherches personnelles, je crois bon de dire quelques mots de la technique à laquelle j'ai eu recours.

Technique.

Fixation. — Comme fixateur, j'ai employé à peu près exclusivement le formol. Au point de vue névroglique, c'est certainement le meilleur fixateur et il a l'avantage de permettre, par la suite, toutes les méthodes de coloration spécifiques. Une question importante est de savoir à quelle concentration on doit employer les solutions. Il m'a paru que cette concentration devait varier suivant les organes et surtout les espèces animales. Les pièces provenant de Mammifères se trouvent admirablement fixées avec des solutions aqueuses de 5 p. 100 de formaline, c'est-à-dire de la solution commerciale, contenant 40 p. 100 d'aldéhyde formique. Pour le renflement de la moelle des Poissons, le pourcentage de la solution est assez difficile à trouver; la fixation idéale n'est pas toujours obtenue. Toutefois, il m'a semblé que les meilleurs résultats étaient atteints avec une solution de formaline à 10 p. 100, additionnée d'un tiers d'alcool à 90°. Dans tous les cas, la fixation est suffisante au bout de quatre jours et l'on peut, après un rapide lavage à l'eau, procéder à la déshydratation et à l'inclusion. Sur quelques pièces, j'ai fait suivre la fixation au formol d'une chromisation comme l'indique Mallory : trois ou quatre jours dans une solution à parties égales de formol et d'acide picrique saturé dans l'eau, puis une durée égale dans une solution à

3 p. 100 de bichromate de potassium. Par cette opération, on se dispense dans la coloration au bleu Victoria, de la chromisation des coupes. Toutes mes inclusions ont été faites dans la paraffine.

Coloration. — Les procédés chromo-argentiques ne sauraient convenir à une étude cytologique. Ils sont excellents pour connaître la disposition et l'architecture des éléments névrogliques, mais ils sont incapables de fournir d'autres renseignements. Les méthodes de coloration que j'ai employées peuvent se ranger sous deux titres : les unes sont des méthodes spécifiques de la névroglie, destinées, par conséquent, à l'étude des fibres, les autres sont des méthodes cytologiques proprement dites.

Nombreuses sont les méthodes qui ont été proposées pour colorer électivement la fibre névroglique; je me suis spécialement attaché à deux d'entre elles : la méthode de **Lhermitte** au bleu Victoria et la méthode de **Mallory**.

La méthode de **Lhermitte** est précise au point de vue de la mise en évidence des fibres. La méthode de **Weigert** m'apparaît très aléatoire dans les résultats qu'elle donne et très compliquée dans sa réalisation. Ses complications sont, pour la plus grande partie, inutiles. Cette méthode, en effet, de même que toutes celles qui s'en sont inspirées, la simplifiant ou la modifiant, repose sur les principes suivants : fixation au formol, mordançage avec un composé chromé, ce qui constitue la chromisation, puis vient la coloration proprement dite avec un bleu ou violet basiques d'aniline, suivie d'un traitement par le Lugol (solution iodo-iodurée). Enfin, sans déshydratation par les alcools, après simple séchage au papier filtre, on différencie avec de l'aniline ou un mélange de xylol-aniline. Tels sont les temps essentiels de ces méthodes; les fibres, mordancées par le chrome, se teignent électivement par le colorant employé. Ces temps sont les seuls utiles dans la coloration de **Weigert**, aussi de nombreux auteurs ont cherché à la modifier. Parmi toutes ces modifications, la méthode **Lhermitte** me semble la plus rationnelle et la plus pratique, les différents temps étant réduits à leur plus grande simplicité. La pièce ayant été fixée au

formol, on fait les coupes et les lames sont traitées deux heures environ par une solution concentrée de sublimé, on chromise alors soit avec le liquide de Flemming, soit avec le mélange de Benda, également deux heures. Après lavage rapide, on procède à la coloration, qui s'effectue avec une solution aqueuse à 1 p. 100 de bleu Victoria. On peut colorer vingt-quatre heures à froid ou en chauffant deux ou trois fois jusqu'à émission de vapeurs. On traite alors par la solution iodo-iodurée, et, après avoir séché, on différencie avec un mélange à parties égales de xylol et d'aniline; la différenciation est arrêtée par un lavage au xylol pur et l'on monte au baume.

La méthode de Mallory, à l'hématoxyline phosphotungstique, est excellente et d'une grande électivité. Elle fournit de très jolies images polychromes, la névroglie étant bleue, les cylindraxes et le tissu conjonctif roses. Les coupes sont traitées pendant quinze minutes par du permanganate de potassium à 0,5 p. 100, lavées, traitées pendant quinze minutes par l'acide oxalique à 1 p. 100, bien lavées et enfin colorées dans la solution. Cette solution se prépare en faisant dissoudre un décigramme d'hématoxyline dans un peu d'eau chaude; on laisse refroidir et on ajoute 100 centimètres cubes de solution d'acide phosphotungstique à 1 p. 100.

Pour que les résultats soient bons, il faut que la solution soit assez fraîche. Quand elle a trop mûri, elle colore rapidement et perd son électivité. Pour être parfaite, elle doit colorer en vingt-quatre heures et plus.

L'hématoxyline ferrique, excellent colorant cytologique comme chacun sait, a été exclusivement employée par E. Müller dans son travail sur la névroglie des Poissons. Mlle Dimitrova l'a également mise à contribution. Il vaut mieux employer un fixateur chromé et le mordançage à l'alun de fer doit être prolongé au moins vingt-quatre heures. En différenciant assez peu, toutes les fibres névrogliques restent colorées. Une différenciation plus complète permet l'étude du noyau et des détails cytologiques.

Mais à ces derniers points de vue, si cette méthode donne des renseignements précieux, ils ne sont pas suffisants. Aussi j'ai

toujours recouru à des colorations polychromes, comme l'éosine-bleu de Kühne, le Giemsa, le Leishman et autres. Tous ces procédés donnent de brillantes images très instructives; avec eux, on n'a plus seulement la forme, la silhouette des détails cytoplasmiques et nucléaires, on a aussi leur réaction propre, l'on pénètre plus à fond dans leur nature vraie, qu'indique leur affininité tinctoriale. Ces données complètent ainsi très utilement celles fournies par le fer.

J'ai usé surtout du procédé suivant : coloration de coupes fines, vingt-quatre heures dans l'éosine à 1 p. 100, très légère décoloration à l'alcool; coloration trente à soixante secondes au bleu de Kühne (bleu de méthylène à 1 p. 100, phéniqué à 1 p. 100).

On différencie à l'acool et monte au baume.

LE RENFLEMENT CAUDAL DE LA MOELLE DES POISSONS

Historique. — C'est **E. H. Weber**, en 1827, qui le premier, signala un renflement à l'extrémité caudale de la moelle épinière des Poissons. Ses observations portèrent sur la Carpe, l'Anguille et le Silure et se bornèrent, du reste, à constater la présence de cette formation sans se prononcer sur sa structure, ni sa signification. C'est seulement dans un travail de **Stilling**, en 1859, que nous voyons en parler avec quelques détails. **Stilling** la décrit chez le Barbeau et chez le Brochet. « Chez le Barbeau, la moelle ne présente aucun filament terminal, mais se termine en un renflement en forme de boule, qui se trouve dans la dernière vertèbre caudale. Chez un animal d'un pied et demi de long, il est épais de deux millimètres. En l'étudiant à la loupe, on voit que la moelle s'entr'ouvre par l'écartement des cordons blancs et que l'espace qui en résulte est comblé par du tissu gélatineux, tout comme le sinus rhomboïdal des Oiseaux ». Chez le Brochet, **Stilling** trouve, dans le renflement, des fibres fines et des masses granuleuses arrondies. Ce ne serait pour lui ni un organe électrique, ni le résultat de l'accroissement et de la

transformation gélatineuse de la substance grise de la moelle, ni une glande coccygienne. Ce n'est, on le voit, qu'une étude superficielle et bien imparfaite que **Stilling** a faite du renflement caudal.

Rauber, en 1875, reprit cette question dans son travail sur les derniers nerfs et ganglions spinaux et l'aborda avec plus de détails :

« Le renflement se trouve, sans doute, chez tous les Poissons hétérocerques; il est situé dans l'angle d'inflexion ouvert en haut de la colonne vertébrale. Son développement est assez tardif, on ne le trouve pas chez l'alevin de Truite de deux centimètres. Chez le Barbeau et la Carpe, c'est un organe bilobé et suspendu à la face ventrale de la moelle déjà très amincie. Sur une coupe transversale, on note que le prolongement de la moelle se trouve sur le dos de l'organe. Tous deux sont séparés l'un de l'autre par une cloison fibreuse. Une lame fibreuse perpendiculaire, n'occupant pas toute l'étendue de l'organe, le sépare lui-même incomplètement en deux lèvres. Ces cloisons partent de l'enveloppe fibreuse. Le canal central élargi est à sa place habituelle sur la face dorsale de la moelle. Les restes de la substance grise, situés de chaque côté du canal central, sont formés de tissu spongieux ordinaire, avec de nombreuses grandes et petites cellules nerveuses possédant de grands noyaux. La substance blanche est réduite de chaque côté à deux faisceaux. Dans la substance de l'organe, on remarque une grande richesse en réseaux vasculaires, alors que l'on ne voit pas de vaisseaux plus gros afférents. Le réseau vasculaire se compose de mailles larges ou étroites, rondes ou polygonales. Le tissu propre de l'organe est en connexité directe avec l'adventice des capillaires et des plus gros vaisseaux. C'est un réticulum de tissu conjonctif très fin, qui possède des noyaux aux points nodaux et du sérum dans les lacunes. Çà et là, se trouvent dispersés quelques corpuscules lymphatiques. Le réticulum n'est pas seulement en rapport avec les cloisons fibreuses, mais aussi avec le tissu spongieux de la moelle même. En dernier lieu, viennent quelques cellules nerveuses; on trouve aussi de vraies cellules pigmentaires. »

Pour **Rauber**, par conséquent, le renflement serait, avant tout, de nature conjonctive. Et l'explication que l'auteur allemand donne de son rôle semble assez bizarre, tout au moins paraîtra-t-elle avoir un caractère fâcheusement finaliste : le renflement caudal aurait pour but d'amortir, en guise de coussinet, les secousses de la nageoire caudale transmises à la moelle.

Saint-Rémy, dans ses recherches sur la portion terminale du canal de l'épendyme, consacre quelques pages à la moelle des Poissons et signale à nouveau le renflement. Il démontre qu'on doit le distinguer du ventricule terminal des Mammifères; quant à sa structure, il le considère comme formé pour une faible partie par la moelle et pour l'autre par un tissu conjonctif extrêmement riche en vaisseaux capillaires, avec lequel se continue la pie-mère.

Prenant, dans son Traité d'embryologie (t. II, p. 405), à propos du filum terminal, est amené à parler du renflement caudal des Poissons osseux. Il confirme sa présence chez l'alevin de Truite ainsi que celle d'un mince filum lui faisant suite.

Depuis cette époque, c'est-à-dire depuis 1896, le renflement est tombé dans l'oubli autant que nos recherches bibliographiques nous ont permis de le voir, et les traités de zoologie ou d'anatomie comparée même ne le citent pas.

Aussi, je crois bon de consacrer quelques pages à la présence de cette formation dans la série des Poissons et à son anatomie microscopique.

Mes premières observations ont porté sur la Carpe. Mais, par la suite j'ai eu entre les mains un nombre assez considérable d'espèces de Poissons.

J'ai pu, de la sorte, prélever et fixer le renflement chez des individus différents, et me rendre compte approximativement dans quels groupes sa présence était constatable. Ce sont, bien entendu, seulement des Téléostéens que j'ai pu examiner.

Voici la nomenclature des espèces, groupées par famille :

Physostomes.

I. Cyprinidés

1. *Cyprinus carpio.*
2. *Tinca fluviatilis.*
3. *Abramis brama.*
4. *Chondrostoma nasus.*
5. *Alburnus lucidus.*
6. *Leuscicus rutilus.*
7. *Squalius leusiscus.*
8. *Barbus fluviatilis.*

II. Salmonidés.

1. *Trutta fario.*

III. Esocidés.

1. *Exos lucius.*

IV. Murénidés.

1. *Anguilla vulgaris.*

Chez tous ces animaux, j'ai pu constater la présence du renflement et je crois que l'on peut ériger en règle générale sa présence chez les Physostomes. Chez les Acanthoptères, la faune d'eau douce étant assez pauvre à ce point de vue, je n'ai pu examiner que *Perca fluviatilis* (Percidés) chez lequel j'ai fait une constation analogue.

Chez les Anacanthines, au contraire, je pense que le renflement n'existe pas. Il manquait, en effet, chez *Lotta vulgaris* et chez *Merlangus vulgaris* tous deux de la famille des Gadidés.

De ces faits, il semble résulter que le renflement existe chez les Poissons hétérocerques (que cette hétérocerquie soit cachée ou réelle) et il manque, au contraire, chez les homocerques.

Les alevins de différentes espèces que j'ai examinés étaient tous trop âgés. Chez tous, le renflement existait déjà, de sorte que je n'ai pu avoir aucun renseignement utile au sujet de son développement.

L'extraction de l'extrémité caudale de la moelle est une opération délicate. J'ai procédé dans mes recherches de la manière suivante. Après avoir sectionné la queue de l'animal, je débarrassais la colonne vertébrale des masses musculaires

latérales et, de quelques coups de ciseaux, je faisais sauter les lames qui ferment la gouttière neurale. A ce moment, la moelle étant à nu, je plaçais la pièce dans une quantité assez considérable de fixateur et j'attendais un ou deux jours pour extraire la moelle. Si je ne prenais pas la précaution de fixer la moelle *in situ*, après avoir ouvert la gouttière, et si je procédais extemporanément à son extraction, étant donnée la lenteur exigée par la délicatesse de la préparation, il y avait un commencement de dessication et toutes les cellules nerveuses se montraient rétractées, mal fixées.

Anatomie microscopique. — J'en arrive à l'anatomie microscopique du renflement, qui nous permettra, avant de passer à son étude cytologique, une orientation plus facile et nous donnera une vue d'ensemble indispensable.

Si l'on examine la moelle que l'on vient d'extraire de la gouttière neurale, on voit qu'elle s'effile au niveau des dernières vertèbres caudales et au niveau de la dernière, au point où la colonne s'infléchit pour former l'urostyle, elle se renfle brusquement en un petit organe dont la plus grosse masse est située ventralement. Sa teinte blanche et mate tranche sur la coloration grisâtre du reste de la moelle. Les enveloppes méningées relient assez solidement ce renflement à la petite cavité qu'il occupe, creusée dans le corps de la dernière vertèbre. On remarque qu'à sa suite, comme l'avait déjà signalé **Prenant**, se trouve un mince filum résistant, qui s'étend d'un bout à l'autre de l'urostyle, dans une gouttière ménagée à cet effet. Chez une Carpe de cinquante centimètres, le renflement proprement dit mesurait quatre millimètres de longueur sur trois d'épaisseur et le filum qui lui faisait suite atteignait deux centimètres et demi.

Si l'on passe à l'étude de coupes transversales, déjà à un faible grossissement et sur toute la longueur de l'organe, on se rend compte que le renflement caudal est formé de deux portions : l'une dorsale, nerveuse, qui n'est d'ailleurs que la continuation de la moelle, l'autre ventrale comme suspendue à la portion nerveuse, d'aspect réticulé et formé presque uniquement de névroglie, comme je le montrerai plus loin.

L'ensemble de ces deux portions est enveloppé par la pie-mère, qui envoie des tractus conjonctifs pénétrant le renflement, de telle sorte que la portion nerveuse se trouve plus ou moins séparée de la portion névroglique. Cette séparation est d'abord complète, puis à mesure que la portion ventrale se développe,



Fig. I. — Vue d'ensemble d'une coupe transversale de la partie moyenne du renflement de *Cyprinus carpio*. — 100.

des faisceaux de fibres névrogliques mettent en communication les deux portions et l'on ne voit plus bientôt qu'un trousseau conjonctif médian, développé, contenant un gros vaisseau et s'étendant, suivant l'axe de la moelle, sur toute la longueur de l'organe.

La Figure I, qui représente une coupe transversale passant par la partie moyenne du renflement, permet de se rendre compte de ces dispositions. La pie-mère contient de nombreuses cellules pigmentaires et les prolongements qu'elle envoie sont abondamment vascularisés.

Portion dorsale ou nerveuse. — Nous avons vu qu'à l'œil nu, le renflement se montrait précédé d'une portion légèrement amincie de la moelle. En examinant des coupes en série, on se rend compte que la moelle va effectivement en s'amincissant progressivement et que, à sa face ventrale, vient s'appliquer la portion névroglique, à laquelle seule est dû le renflement observé. La partie nerveuse n'entre pour rien dans l'épaississement du segment caudal de la moelle, elle diminue, au contraire, progressivement d'importance, pour se terminer en un très mince filum, qui, nous l'avons vu, fait toujours suite au renflement et représente la partie toute terminale et non développée de l'axe nerveux.

Étudions successivement ce que deviennent les différents éléments de la moelle : canal épendymaire, substance grise et cordons blancs.

Dans la partie qui précède le renflement, le canal épendymaire est central et se montre très allongé d'avant en arrière. A l'origine du renflement, il se rapproche de plus en plus de la périphérie dorsale et s'applique contre la pie-mère avec laquelle l'épithélium épendymaire est quelquefois directement en rapport (*Tinca*). La substance grise qui a diminué progressivement d'importance se réduit à deux groupes de cellules nerveuses, situées latéralement à droite et à gauche du canal de l'épendyme. La substance blanche ne forme plus à l'origine du renflement que deux cordons. Une ou deux racines nerveuses sortent encore à ce niveau et dans tout le reste de l'organe, la substance blanche se compose seulement de quelques fibres nerveuses répandues çà et là.

Portion ventrale ou névroglique. — C'est elle qui forme le corps et la substance même du renflement. Elle est tout entière située ventralement, ce qui explique que la moelle, vue en place par sa face dorsale, ne présente aucune particularité. Comme nous l'avons vu, elle se trouve plus ou moins séparée de la portion nerveuse par les prolongements de la pie-mère, au moins à son origine, car dans la partie moyenne elle entre en connexion avec cette portion de chaque côté de l'axe conjonctif décrit plus haut. La pie-mère envoie à son intérieur des tractus, qui forment

une sorte de charpente. Cette charpente se montre occupée par un système de mailles avec des prolongements extrêmement fins. Mais, sur la plupart des pièces, ce qui frappe tout de suite, même avec un grossissement faible, à l'examen de cette portion, c'est la présence d'un nombre assez considérable de boules de tailles variables, depuis l'aspect d'un grain microscopique jusqu'aux dimensions de 30 à 40 μ, formant alors de véritables flaques. Ces boules occupent le système de mailles; l'hématoxyline ferrique les colore intensément, ce qui contribue à donner au tissu sur la préparation un aspect particulier. Le nombre de ces boules varie d'ailleurs suivant la région du renflement où passe la coupe et suivant les individus observés. C'est généralement dans la région moyenne, la plus épaisse, que ces boules se montrent en plus grand nombre. Elles occupent alors toute l'épaisseur du renflement. Aux deux extrémités, elles se localisent à la périphérie. Cette description convient à un type général, mais j'ai pu, à côté, observer des renflements, où aucune boule n'était visible. Par contre, le système qu'occupent ordinairement ces formations montrait un nombre considérable de vacuoles, comme s'il y avait eu une disparition de toutes les boules, et de fait j'ai observé des renflements où existaient à la fois boules et vacuoles.

Les vaisseaux sont nombreux; ils sont tous contenus dans les prolongements conjonctifs envoyés par la pie-mère. L'axe de vascularisation est représenté par une grosse veine et une artériole qui accompagnent l'axe conjonctif.

Étude histologique. — Nous arrivons maintenant à la partie histologique proprement dite de l'étude du renflement. L'examen de coupes colorées par les méthodes spécifiques de la névroglie nous montre que ce sont uniquement des éléments névrogliques qui en constituent la structure propre. Aussi je vais examiner la disposition et la forme de ces éléments et j'étudierai ensuite le rôle qu'ils paraissent jouer dans la formation des boules décrites plus haut.

Ramon y Cajal, dans son histologie du système nerveux des Vertébrés, déclare que chez les Poissons la névroglie n'existe pas; ce sont les prolongements des cellules épendymaires qui

en tiennent lieu. « L'unique névroglie, dit-il, est un épithélium très long, qui revêt les cavités ventriculaires. Ses cellules adossées à la cavité ont un corps ovoïde et présentent de longues tiges avec excroissances et des bouquets de branches périphériques ». Cette assertion, que l'on trouve répétée dans un grand nombre de manuels d'histologie, me paraît pour le moins excessive. **Erik Müller** a fait sur la névroglie des Poissons en général et des Téléostéens en particulier, une étude consciencieuse et fort documentée. Ses images sont belles et très démonstratives.

Les figures que j'ai observées sur mes préparations m'empêchent de douter un seul instant de la réalité de ces faits : il existe bien réellement chez les Poissons osseux une névroglie indépendante des cellules du canal épendymaire.

Erik Müller étudie séparément la névroglie de la substance blanche et celle de la substance grise. La première comprend des fibres horizontales et des fibres verticales. Le tout forme un système disposé autour des fibres à myéline. De place en place, on aperçoit les noyaux plus ou moins abondants. Dans la substance grise, on trouve deux sortes de fibres, les unes grossières, les autres fines. Les plus grosses ont un aspect rigide caractéristique et montrent parfois des divisions longitudinales. Tels sont, rapidement présentés, les éléments qui constituent la névroglie chez les Poissons. Dans le renflement caudal de la moelle, j'ai pu observer les uns et les autres de ces éléments, mais la plus grande partie des cellules névrogliques présentent la particularité de posséder un protoplasma assez développé, ce qui les rapproche des cellules névrogliques jeunes ou astroblastes.

Je n'insiste pas sur l'histologie fine de la portion nerveuse du renflement, qui ne présente rien de particulièrement intéressant pour le sujet qui m'occupe et j'arrive à l'étude de la portion ventrale, de la portion proprement névroglique.

Elle comprend, nous l'avons vu, une charpente constituée par des travées conjonctives que la pie-mère envoie à son intérieur, et dans cette charpente sont disposés les éléments névrogliques ainsi que quelques vaisseaux. Les éléments névrogliques sont des cellules à protoplasma développé, que je viens de signaler.

Elles présentent, dans ce protoplasma, des granulations sur l'étude desquelles j'aurai à insister tout à l'heure. Pour l'instant, je m'attacherai à la description des fibres.

Aux cellules de la portion ventrale se rattachent deux principales variétés de fibres : les unes fines, délicates, qui s'entrecroisent en tous sens, de façon à donner dans l'ensemble l'impression d'un réseau, d'un lacis, dans lequel on trouve les corps cellulaires. Ce système est renforcé par de grosses fibres, véritables poutres névrogliques, dont la disposition radiaire constante est remarquable. Ces grosses fibres me paraissent analogues à celles signalées par **Erik Müller** dans la substance grise. Elles sont peu ondulées et leur aspect rigide est caractéristique. Elles ont jusqu'à sept μ de diamètre. Assez fréquemment, elles présentent à l'une de leurs extrémités une fissuration longitudinale, comme en a aussi décrit **Müller**. Des fibres de moyen calibre, intermédiaires entre les fibres délicates et les grosses poutres peuvent être observées çà et là. Toutes ces fibres appartiennent aux cellules à protoplasma développé, que je signalais un peu plus haut et qui forment la partie constituante de la portion ventrale du renflement.

En examinant une série de coupes transversales, on se rend compte que, au niveau des extrémités antérieure et postérieure, ces seuls éléments existent, mais que, dans la partie moyenne, ils se localisent à la périphérie et au centre, tandis que l'on voit des faisceaux de fibres, véritables ponts névrogliques, courir de chaque côté de l'axe médian ; ces ponts, je le répète, unissent la portion dorsale et la portion ventrale. Ils sont formés de fibres névrogliques, analogues à celles que l'on rencontre dans les autres régions de la moelle, mais qui sont à peu près toutes parallèles les unes aux autres et disposées dans un plan perpendiculaire à l'axe de la moelle, de façon à former des faisceaux. On aperçoit parmi ces fibres quelques rares cellules, qui sont réduites presque au noyau (*Kernzellen*). La disposition de ces faisceaux de fibres est facile à comprendre sur la figure, qui représente une coupe transversale passant par la partie moyenne.

Toutes les fibres, quelles qu'elles soient, n'entrent d'ailleurs

jamais en continuité directe avec le protoplasma des cellules; elles en sont indépendantes, complètement émancipées.

Je passe à l'étude du corps cellulaire, c'est-à-dire du noyau et surtout du protoplasma, qui nous retiendra plus longtemps.

Nous avons vu, tout à l'heure, que ce qui donnait à la portion ventrale son aspect caractéristique, c'était la présence de nombreuses enclaves, de boules, qui vont même jusqu'à former des flaques assez étendues. J'ai montré que la quantité et la taille de ces boules étaient d'ailleurs variables, suivant les individus et suivant les régions observés. Elles sont toutes situées dans la portion des cellules à protoplasma développé et sont placées dans les mailles du lacis produit par l'enchevêtrement des fines fibres névrogliques, qui forment autour d'elles un feutrage plus ou moins abondant. Les réactions tinctoriales de ces enclaves sont des plus nettes. L'hématéine, l'hématoxyline ferrique et celle de Mallory, le bleu de méthylène, le bleu Victoria (quand on ne différencie pas trop par le xylol-aniline) les colorent électivement : c'est dire qu'elles sont basophiles. Vis-à-vis de l'acide osmique, elles ne donnent aucune réaction et elles ne sont solubles dans aucun des réactifs usuels.

L'étude cytologique, que je vais aborder maintenant, va nous renseigner sur l'origine de toutes ces formations, sur leur élaboration, sur leur édification.

Les cellules que l'on observe dans la région que j'étudie, comme la plupart des éléments en général et surtout les éléments nerveux des Téléostéens, sont de taille restreinte, ce qui contribue à rendre leur étude cytologique assez difficile, étant donné d'autre part que leur fixation parfaite est assez rarement réalisée. Ce qui les caractérise c'est, je l'ai déjà dit, que à la différence des cellules névrogliques ordinaires, elles possèdent un protoplasma développé. Les contours de ce protoplasma sont irréguliers, tantôt ovales ou arrondis, tantôt étoilés, présentant des prolongements. De fines fibrilles névrogliques devenues indépendantes, traversent le corps cellulaire. Dans la portion centrale, on voit un noyau unique et arrondi, contenant des granulations de chromatine mais dont le nucléole,

peut-être en raison de la petitesse des éléments, est difficilement observable.

Ce qui caractérise essentiellement ces cellules, ce sont les granulations que contient leur protoplasma. Elles sont réparties dans le corps cellulaire, quelquefois se groupent le long d'une fibre qui le traverse. Leur taille est très inégale. Depuis des granules punctiformes, on a tous les intermédiaires jusqu'à des grains volumineux qui atteignent et dépassent le volume du noyau. Toutes ces formations se colorent en noir intense par l'hématoxyline ferrique.

Lorsque, par suite de son accroissement, le grain a acquis une taille suffisante, d'intra-cellulaire qu'il était, il devient extra-cellulaire. Ce sont les boules que l'on observe déjà à un faible grossissement. Soit que la cellule qui leur a donné naissance dégénère, soit qu'elle continue à fonctionner, plusieurs boules ainsi sorties deviennent confluentes, et c'est là l'origine des flaques que l'on observe, flaques qui peuvent arriver à occuper des espaces étendus. J'ai signalé que l'on observait des renflements où toutes ces formations, toutes ces enclaves pouvaient manquer et se trouvaient remplacées par des mailles vides, par de véritables vacuoles. Je suppose que ce stade correspond à une modification chimique et physiologique des produits qui ont été élaborés par les éléments névrogliques et sont transformés en une substance labile.

Il s'agit évidemmment là d'un processus de sécrétion et ces faits sont assez à rapprocher de ceux que **Nageotte** a signalés dans la moelle du Lapin et que j'ai rappelés précédemment. Mais ils prennent chez les Poissons un développement considérable, la névroglie de cette région nous apparaissant comme très active.

Les vaisseaux sont abondants dans cette région. Un certain nombre de cellules se montrent chargées de pigment, mais je crois pouvoir affirmer que toutes les cellules, qui présentent ces grains pigmentaires, sont situées dans les travées envoyées par la pie-mère, et qu'elles se rattachent donc au tissu conjonctif.

La méthode à l'éosine-bleu de **Kühne** fait également voir

des cellules éosinophiles très nettes, mais qui ne sont pas constantes dans tous les renflements. Elles sont pour la plupart situées au bord des vaisseaux, sont paravasculaires. On rencontre également quelques Mastzellen.

Le renflement caudal de la moelle des Poissons nous apparaît ainsi comme un organe où la névroglie s'est hautement développée, où cette névroglie se montre active, capable de phénomènes formateurs qui se manifestent ici par l'apparition de grains dans le protoplasma.

Il ne faut pas songer, comme le voulait **Stilling**, à rapprocher ce renflement du sinus rhomboïdal des Oiseaux. Ces deux organes n'ont ni le même siège, ni la même disposition et leur histologie est bien différente, comme me l'ont appris le mémoire de **G. Imhof** sur la moelle lombaire des Oiseaux et les coupes de sinus rhomboïdal que j'ai pratiquées afin d'avoir un terme de comparaison personnel.

Ce n'est pas non plus une formation conjonctive, comme le pensaient **Rauber** et **Saint-Rémy**. C'est encore une fois un organe névroglique et, par beaucoup de caractères, je serais tenté de le rapprocher des formations également névrogliques que l'on rencontre à l'autre extrémité de l'axe nerveux, comme le lobe nerveux de l'hypophyse et la glande pinéale.

GLANDE PINÉALE

Historique. — J'en arrive à l'exposé de mes recherches personnelles concernant la glande pinéale. S'il est un organe dont l'histologie, restée longtemps méconnue, a été l'objet de nombreuses controverses, c'est bien celui en question. Les théories les plus diverses, voire les plus étranges, ont été émises sur sa signification, et même avec les progrès de la technique histologique l'accord ne s'est pas fait sur la structure de cette intéressante formation. Mlle **Dimitrova**, dans la thèse qu'elle a consacrée à ce sujet, fait un historique très détaillé et, pour ce qui concerne les travaux antérieurs à cette date (1901), je me contenterai de rappeler ici rapidement les diverses opinions qui

ont eu cours. On a considéré l'épiphyse comme une formation analogue aux ganglions lymphatiques (**Henle**); pour d'autres, c'était un organe nerveux, comprenant à la fois fibres et cellules nerveuses et là se place l'interprétation qui en fait l'homologue de l'œil pinéal des Lacertiens, déchu et atrophié (**Luys**, **Leydig**, **Krause**, **Meynert**, **Darkschewitsch**, **Cajal** et d'autres); enfin pour **Kraushaar** l'épiphyse n'est qu'un appendice conjonctif du cerveau.

C'est **Cionini** qui, le premier, a vu la véritable nature névroglique des éléments qui constituent la glande pinéale. **Edinger** et **Ellenberger** se déclarent d'un avis semblable. **Galeotti**, étudiant l'épiphyse du Lapin, aboutit à des conclusions intéressantes sur le mécanisme de la sécrétion qu'il prête à cet organe. Je reviendrai plus longuement sur ces points à propos des questions soulevées par mes observations personnelles, de même que sur les conclusions principales du travail de Mlle **Dimitrova**, que je reprendrai et examinerai à ce moment en détail. Je me contente de signaler à cette place ce travail qui marque un pas important dans les progrès de nos connaissances, car il établit de façon certaine la nature indiscutablement névroglique de la glande pinéale.

Depuis lors, quelques articles ont paru sur cet organe. **Anglade et Ducos**, dans une petite note, confirment sa nature névroglique, mais ils estiment qu'il y a aussi probablement des éléments cellulaires d'autre nature. Ils signalent la constance des concrétions chez l'Homme et la présence fréquente de cavités à parois névrogliques. **Cajal**, dans son traité de l'histologie du système nerveux des Vertébrés, continue à soutenir l'absence complète d'éléments névrogliques.

Cutore a publié un travail où il étudie, au point de vue anatomique et anatomo-microscopique, la glande pinéale chez un certain nombre de Mammifères et il conclut : « un organe de structure aussi complexe, composée de névroglie, de tissu épithélial et lymphatique, aussi richement vascularisé, possédant des cavités, des cellules pigmentaires, des concrétions calcaires ne peut être considéré comme en voie de régression, mais il a, au contraire, beaucoup de caractéristiques qui autorisent à lui

attribuer la signification d'un organe glandulaire à sécrétion interne ». **Favaro** pense également qu'il est impossible d'assimiler l'épiphyse des Mammifères à l'œil pinéal des Reptiles.

Galasescu et Urechia, dans une note à la Société de Biologie, appellent l'attention sur des cellules acidophiles, abondantes, que en raison de leur situation au voisinage des vaisseaux, ils nomment para-vasculaires et auxquelles ils tendent à faire jouer, bien problématiquement me semble-t-il, un rôle sécrétoire. Ces éléments n'ont d'ailleurs rien à voir avec la névroglie; comme je le montrerai ce sont des éléments éosinophiles banaux.

Vue générale. — Je n'ai pas l'intention d'étudier en détails la structure de la glande pinéale ; elle est aujourd'hui à peu près établie. J'ai choisi l'épiphyse comme un organe contenant en abondance des cellules névrogliques qui se prêtaient facilement à une étude cytologique, et tel est le but de mon travail. Cependant avant d'aborder cette étude, je crois bon de donner un coup d'œil général sur l'ensemble de l'organe.

Mes recherches ont porté sur une glande pinéale d'Homme, supplicié dans la force de l'âge et en état de parfaite santé; c'est elle que j'aurai sans cesse en vue dans mes descriptions. J'ai également étudié la glande pinéale d'un Macaque, mais elle présentait un intérêt beaucoup moindre et je n'en parlerai qu'incidemment.

D'après les auteurs, l'épiphyse se compose essentiellement d'un parenchyme plus ou moins divisé en lobules par des cloisons conjonctives, parcourues par des vaisseaux sanguins et des lacunes lymphatiques. Dans les glandes pinéales que j'ai eues sous les yeux, le tissu conjonctif était assez peu développé, quoiqu'il le fût davantage dans la glande de Macaque, mais il n'y avait pas à proprement parler de lobules; les travées conjonctives ébauchaient à peine cette division. Les vaisseaux sont nombreux; un élément qu'on a décrit comme caractéristique de la glande pinéale, c'est ce qu'on est convenu d'appeler le *sable cérébral*, c'est-à-dire les concrétions calcaires. Certaines de ces concrétions arrivent à être visibles à l'œil nu, et leur aspect mùriforme montre qu'elles sont formées de la coalescence de plusieurs autres concrétions plus petites. Très abondantes sur

mes préparations de glande pinéale d'Homme, elles manquaient absolument chez le Macaque.

Le parenchyme lui-même est formé par des cellules névrogliques nombreuses entre lesquelles les fibres apparaissent très abondantes et irrégulièrement distribuées. Il est à noter que, dans quelques régions, les cellules se font rares, alors que les fibres prennent un développement extraordinaire. C'est ce que Mlle Dimitrova a appelé des « noyaux névrogliques ». Ces noyaux paraissent en nombre variable, deux ou trois en général, et leur situation n'est pas non plus fixe; fréquemment, chez l'Homme, ils entourent une grosse concrétion, autour de laquelle ils semblent avoir proliféré.

Fréquemment, à l'intérieur de ce parenchyme, on rencontre des cavités que Mlle Dimitrova a signalées. Certaines de ces cavités ont leur lumière tapissée d'éléments tantôt cubiques, tantôt plus ou moins cylindriques, rangés parfois en un épithélium très régulier. Mlle Dimitrova émet l'hypothèse que ces cavités, véritables culs-de-sac, représentent les vestiges du bourgeonnement primitif. Mais à côté, on remarque des cavités que le même auteur avait notées chez le Mouton et qui pour elles sont des cavités probablement lymphatiques. J'ai observé sur l'épiphyse humaine des cavités analogues et elles me semblent à rapprocher des formations que M. le D[r] Soyer a vues dans le lobe nerveux de l'hypophyse et qu'il a bien voulu me montrer sur ses excellentes préparations. A l'intérieur de ces cavités, on trouve des éléments névrogliques, surtout des fibres qui paraissent y flotter librement. Toutes ces cavités manquaient chez le Macaque.

Dans le parenchyme, on rencontre également des cellules éosinophiles surtout abondantes au voisinage des vaisseaux, comme Galasescu et Urechia l'ont remarqué. Ces éléments ont, je crois, été confondus par Mlle Dimitrova avec les cellules névrogliques proprement dites. Elle observe, en effet, des cellules névrogliques à protoplasma uniformément granuleux, qui, d'après sa description, correspondent tout à fait à ces éléments. Je n'ai pas retrouvé, comme je l'indiquerai dans un instant, de cellules névrogliques à protoplasma granuleux sur

mes coupes; mais la méthode éosine-bleu de **Kühne**, précieuse à ce point de vue et qui n'a pas été employée par Mlle **Dimitrova**, fait apparaître nettement les granulations éosinophiles. Les cellules n'ont pas la forme des éléments névrogliques et n'ont pas non plus de rapport avec les fibres névrogliques. Elles sont généralement arrondies, se trouvent isolées ou par groupes et souvent on en voit dans la gaine lymphatique périvasculaire de **Robin**, qui, là, comme dans les centres nerveux, entoure les vaisseaux, ou à l'intérieur de la lumière même de ces vaisseaux. Ce sont des éléments du tissu conjonctif et il importe de les séparer des cellules névrogliques, sous peine de prêter à de fâcheuses confusions. On trouve également, dans certaines régions de la glande, des Mastzellen abondantes, que **Cutore** a du reste signalées.

Je n'ai jamais rencontré de cellules nerveuses dans le corps même de la glande pinéale.

Étude cytologique des éléments névrogliques. — Sans insister davantage sur les autres éléments, je passe maintenant à l'étude cytologique des cellules et des fibres névrogliques.

Les éléments névrogliques de la glande pinéale nous offrent à considérer des corps cellulaires, comprenant le protoplasma et le noyau, et des fibres différenciées. Je commencerai par l'étude du corps cellulaire.

Les cellules névrogliques de la glande pinéale, comme les cellules que nous avons vues tout à l'heure dans le renflement de la moelle des Poissons, ont un protoplasma bien développé et ce caractère les distingue des cellules névrogliques ordinaires des centres nerveux qui, on le sait, ont un protoplasma très peu abondant, ce qui leur a valu, auprès des auteurs allemands, le nom de « Kernzellen ». Les cellules de l'épiphyse ont gardé un caractère jeune et se rapprochent par l'abondance de leur protoplasma des astroblastes ou cellules gliogènes. Ce sont des éléments évidemment actifs et capables, comme je le montrerai, de former de nouvelles fibres.

La forme de ces cellules est assez variable; elle est généralement irrégulière, présentant plusieurs courts prolongements, rarement ovale. Elles sont parcourues en tous sens par les

fibres, mais sans montrer jamais avec ces fibres de continuité; les fibres ne paraissent jamais être le prolongement d'une cellule; elles sont complètement indépendantes.

Le protoplasma est toujours plus ou moins granuleux ou mieux grenu, car il ne s'agit pas là d'enclaves deutoplasmiques, de grains de ségrégation en évolution. Le processus, que j'ai décrit à propos du renflement des Poissons et qui est là si constant et paraît dans certains éléments poussé au maximum, ce processus, qui consiste essentiellement en l'apparition de grains qui se réunissent en boules ensuite expulsées hors de la cellule, est ici nul ou à peine ébauché. A peine peut-on rencontrer, dans le protoplasma de quelques éléments, de petits grains électivement colorables par l'hématoxyline ferrique. Mais ces grains sont toujours en infime quantité et leur destinée ultérieure paraît s'arrêter là.

Mlle **Dimitrova** a décrit à tort, selon moi, des éléments bourrés de granulations. Il s'agit là vraisemblablement, comme je l'ai montré tout à l'heure, de cellules éosinophiles et quelque fois de Mastzellen. Je n'ai jamais non plus rencontré d'éléments creusés de vacuoles. Peut-être Mlle **Dimitrova** appelle-t-elle vacuoles les noyaux qui ont subi la dégénérescence vésiculeuse que je décrirai dans un instant; tout semble l'indiquer : « On croirait, dit-elle, autour de ces vacuoles à la présence d'une membrane d'enveloppe ». C'est la membrane nucléaire. « Et souvent, ajoute plus loin Mlle **Dimitrova**, on voit des granulations qui se colorent en noir par l'hématoxyline ferrique à leur intérieur. » Ce sont des restes de chromatine dans un noyau en voie de dégénérescence. Je reviendrai bientôt sur tous ces faits.

Quelques cellules montrent des grains de pigment, nettement reconnaissables; la réaction du fer que j'ai essayée, s'est montrée négative. Il s'agit donc très vraisemblablement là de mélanine.

Les noyaux sont des éléments superbes et particulièrement intéressants. Ici, c'est à leurs dépens que j'ai pu nettement observer qu'évoluaient les phénomènes formateurs, aussi leur étude me retiendra-t elle un peu longuement. Ces noyaux sont

volumineux; leur taille varie, en effet, entre dix et vingt microns. Leur forme est extrêmement variable. On rencontre des noyaux arrondis, ovales, allongés et l'on voit aussi des aspects bizarres, que Mlle **Dimitrova** avait très bien décrits et que j'ai retrouvés chez le Macaque comme chez l'Homme. On observe des noyaux en forme de rein, étranglés par leur milieu, en bissac, en fer à cheval; d'autres présentent de petits appendices en forme de crochet. On retrouve généralement ces figures par régions; c'est-à-dire qu'en certains points on n'en rencontrera aucune, tandis qu'elles abonderont sur d'autres points. A quoi sont liées ces formes étranges, à quoi correspondent-elles? Mlle **Dimitrova** avait vu des boules, de véritables gouttelettes claires, intra-nucléaires se former et elle pensait que les formes dont je parle étaient dues à ce que la boule, s'étant adossée à la membrane nucléaire, se vidait au dehors et disparaissait. Le noyau, du fait de cette perte de substance, présentait des encoches. Je n'ai jamais pu observer ces gouttelettes intra-nucléaires. A mon avis, le noyau joue bien un rôle, mais c'est plus spécialement au nucléole qu'il est dévolu. Je pense que beaucoup de formes étranges de noyaux sont dues, comme je l'expliquerai en étudiant le rôle du nucléole, au passage ou à l'apparition de ce nucléole en dehors du noyau, mais je n'ai jamais pu voir de boules se former pour être ensuite déversées et disparaître dans le protoplasma. La grande majorité de ces formes de noyaux sont dues à des amitoses. On rencontre fréquemment deux noyaux très rapprochés l'un de l'autre comme s'ils venaient de se séparer et l'on trouve tous les intermédiaires jusqu'à ce stade. Les figures 2, 3 et 4 de la Planche IX montrent quelques phases de ces amitoses.

Quant à leur signification, elle me semble plus obscure. Étant donnée la dégénérescence à laquelle paraissent soumis bon nombre, sinon la totalité des éléments névrogliques de la glande pinéale, dégénérescence dont j'aborderai l'étude dans un instant, je pense qu'il faut interpréter ces amitoses comme des divisions assurant la multiplication des éléments. Je dois signaler que j'ai rencontré également une cellule qui présentait une figure de division indirecte, de mitose.

Au point de vue de leur chromaticité et de leur affinité tinctoriale, les noyaux sont nettement différents les uns des autres. Mlle Dimitrova avait noté ce fait intéressant et elle avait établi trois catégories : 1° des noyaux clairs, à fines granulations chromatiques; 2° des noyaux clairs à granulations plus grosses, qui les font paraître plus foncés : ces deux catégories possèdent un ou deux nucléoles; 3° des noyaux foncés, et, à son tour, cette catégorie se divisait en deux variétés : une première à grosses granulations sans nucléole et une deuxième où le noyau paraît homogène, uniformément coloré.

Il me paraît utile de revenir sur cette classification, d'abord pour la modifier et la compléter, ensuite parce qu'elle va me permettre de tracer ce tableau de l'évolution dégénérative du noyau, que j'ai observée dans les cellules névrogliques de la glande pinéale.

J'ai établi cette sériation concurremment à l'aide de plusieurs méthodes : l'hématoxyline ferrique, l'hématoxyline de Mallory et l'éosine-bleu de Kühne, ce qui me permet de superposer les résultats.

Je distingue d'abord des noyaux sombres, très riches en chromatine, ce qui par le fer leur donne un aspect presque homogène; j'ai représenté un de ces noyaux dans la figure 5 de la Planche IX. Par l'éosine-bleu de Kühne, le noyau se montre avec de volumineuses masses de chromatine et un petit nucléole acidophile très net. Ces noyaux sont les plus petits de tous. Une seconde catégorie comprend des noyaux à aspect déjà plus clair, mais encore très riches en chromatine. Cette chromatine est répartie sous forme de granulations de taille et de nombre variables, mais un autre caractère permet de distinguer deux variétés dans cette catégorie. En effet, certains de ces noyaux présentent un nucléole très net et ce nucléole manque absolument dans les autres.

Enfin la troisième catégorie est constituée par des noyaux très appauvris en chromatine; à peine en aperçoit-on à la périphérie, au voisinage de la membrane nucléaire, quelques grains. Le nucléole est toujours absent dans cette catégorie. Par l'éosine-bleu de Kühne et l'hématoxyline de Mallory, ces

noyaux sont rosés, ce qui indique leur appauvrissement en matériel basophile, en chromatine; il semble qu'il ne persiste que le suc nucléaire. Il est intéressant de signaler que généralement, comme je le montrais déjà tout à l'heure au sujet des amitoses, les noyaux d'une même catégorie sont groupés dans une même région; et l'on trouve les intermédiaires avec les régions voisines.

D'autre part, et principalement au voisinage des cavités dont je rappelais l'existence plus haut en jetant un coup d'œil général sur la glande, et à la périphérie de cette glande, j'ai pu constater l'existence de petites vésicules, de taille un peu supérieure à celle d'un noyau. Ces vésicules paraissent encore souvent limitées par une membrane; elles sont arrondies ou ovales. Quelquefois, on peut voir autour d'elles un peu de protoplasma, mais le plus souvent elles sont libres au milieu d'un lacis développé de fibres névrogliques. Les vésicules sont homogènes, claires et sur les préparations à l'hématoxyline ferrique et à l'éosine se présentent avec une teinte rose jaunâtre (Pl. IX fig. 10). Par l'éosine-bleu de Kühne, elles présentent parfois une teinte encore bleuâtre, très pâle, très estompée.

La signification et l'origine de ces formations m'avaient tout d'abord intrigué, mais, en examinant un grand nombre de coupes, j'ai pu acquérir la certitude qu'elles représentaient le stade ultime d'une dégénérescence toute particulière du noyau.

J'ai insisté spécialement plus haut sur la sériation des noyaux, ce qui va me permettre d'exposer ici facilement les différentes phases de cette évolution dégénérative. J'ai pu entre toutes les catégories citées retrouver toutes les formes de passage. On assiste, en somme, à un appauvrissement progressif du noyau en chromatine. Le noyau perd son nucléole, et ce nucléole, nous le verrons bientôt, joue un rôle important hors du noyau; mais d'où résulte l'appauvrissement en chromatine, quelle peut être la cause de cette diminution? Est-ce le fait des amitoses nombreuses? Les noyaux en amitose peuvent appartenir à un quelconque des types que j'ai décrits.

Le noyau cède-t-il sa chromatine qui est ensuite utilisée à

l'élaboration des fibres? Je reviendrai sur cette hypothèse assez vraisemblable en décrivant tout à l'heure les fibres névrogliques. Je rappellerai, à ce moment, les observations de Bonome, remarquant, dans l'histogenèse de la névroglie, des noyaux qui deviennent pâles et se tuméfient, faits non sans analogie avec ceux que je vais exposer.

Ces faits sont, par eux-mêmes, faciles à constater.

On observe, tout d'abord, des noyaux très riches en chromatine, d'une richesse peut-être au-dessus de la normale. A côté, on voit des noyaux toujours complets et correspondant au type normal, avec un nucléole et de la chromatine uniformément répartie sous forme de grains. Puis le noyau perd son nucléole et l'appauvrissement en chromatine commence à s'accentuer. On arrive alors au troisième type de ma sériation, noyaux possédant à peine quelques granulations chromatiques, riches surtout en suc nucléaire et, par suite, acidophiles. Les quelques grains de chromatine observables deviennent de plus en plus rares; ils sont situés immédiatement sous la membrane nucléaire et finissent pas disparaître à leur tour. Dans le noyau ainsi en voie d'appauvrissement, on observe un léger réseau, qui forme comme une charpente à son intérieur et finit par disparaître aussi. La teinte rose se trouve remplacée par une teinte rose jaunâtre et l'on arrive ainsi, par un nombre considérable d'intermédiaires, aux vésicules que je signalais plus haut. Pendant toutes ces phases, le noyau est allé en augmentant sensiblement de volume. Le protoplasma, qui entourait le noyau normal, a de son côté disparu petit à petit; si bien que, lorsque le noyau atteint le stade ultime de ce processus, il se trouve isolé au milieu des fibres névrogliques ou garde plus rarement une très mince auréole de protoplasma autour de lui. Les dessins de la Planche IX, qui montrent la sériation, feront comprendre plus aisément cette évolution.

Il s'agit là d'un processus dégénératif intéressant, d'une sorte de chromatolyse, qui amène le noyau à l'état d'une vésicule, à aspect colloïde, sans affinités tinctoriales précises, et l'isole au sein du réticulum de fibres névrogliques. Quel peut être le sort ultérieur de ces vésicules? Représentent-elles le

résultat d'une simple dégénérescence nucléaire, ou sont-elles, au contraire, un produit utilisable par la suite; s'agit-il là, en un mot, d'un mode de sécrétion direct tout particulier? Là non plus mes recherches ne me permettent pas de formuler une hypothèse quelconque. La situation de ces vésicules au voisinage des cavités soi-disant lymphatiques, n'est pas une indication suffisante pour affirmer leur destinée.

En décrivant l'évolution du noyau, j'ai dit que ce noyau perdait son nucléole et j'ai laissé entendre que, hors du noyau, ce nucléole jouait un rôle important. C'est qu'en effet, de l'examen de mes préparations de glande pinéale humaine, j'ai pu acquérir la certitude que les concrétions calcaires si nombreuses et observées depuis lontemps par tous les histologistes, avaient toutes pour point de départ un nucléole. C'est ce phénomène et son évolution que je vais maintenant décrire. Sur les préparations à l'hématoxyline ferrique, ces faits sont déjà très visibles, mais ils deviennent particulièrement démonstratifs sur les coupes colorées à l'éosine-bleu de Kühne, car le nucléole se présente là avec ses caractères tinctoriaux caractéristiques, son acidophilie, et il devient aisé de suivre sa destinée.

Galeotti avait soupçonné que le noyau et que, dans ce noyau, le nucléole principalement, devait jouer un rôle intéressant à un point de vue sécrétoire, par un mécanisme qu'il n'avait pu préciser. Mlle **Dimitrova** est, en revanche, d'un avis contraire. Jamais elle n'a remarqué, que le nucléole présentât la moindre modification, ni dans sa forme, ni dans ses dimensions et le rôle du nucléole lui semblait problématique.

J'ai décrit, en sériant les noyaux, ceux à l'intérieur desquels le nucléole était facilenent visible et observable. On peut voir, dans quelques-uns de ces éléments, le nucléole subir une légère hypertrophie et se rapprocher de la membrane nucléaire. Les noyaux prennent alors des formes bizarres, s'incurvent, se dépriment en un point, ayant l'aspect d'un haricot et, dans l'encoche qui se forme par un quelconque de ses procédés, l'on voit apparaître un nucléole, en dehors du noyau, tout contre la membrane nucléaire. Chaque coupe ne montre d'ailleurs qu'un nombre assez limité de chacune de ces figures et généra-

lement dans une même zone, de même qu'en certaines régions les concrétions sont totalement absentes (Pl. X, fig. 13 et 15).

La question qui vient immédiatement à l'esprit est de chercher la cause qui a pu déterminer la présence du nucléole en dehors du noyau, je ne dis pas sa sortie, ce mot a, en effet, un sens un peu étroit. Une réponse catégorique à cette question est difficile, sinon impossible à faire et donnerait, en tout cas, lieu à bien des discussions. D'autres histologistes ont pu observer, dans des éléments cellulaires divers, la présence de nucléoles en dehors du noyau. Laguesse a vu que le Nebenkern de la cellule pancréatique se forme aux dépens d'un nucléole.

Champy a décrit des phénomènes analogues dans les spermatogonies des Batraciens, conduisant à la formation des corps qu'il a appelés plasmopyrènes. Tout dernièrement, mon maître, M. le Prof. Prenant, a également observé, dans la rate de *Scyllium catulus*, des nucléoles extra-nucléaires. Pour interpréter ces phénomènes, on peut penser, et ce serait là le mécanisme le plus grossier, à une sortie pure et simple du nucléole; mais on chercherait à travers quel orifice se ferait cette issue, on pourrait demander à voir dans la membrane nucléaire le trou par lequel s'est effectué le passage. Une autre hypothèse, qui dans le cas présent paraît s'adapter assez bien aux faits, est celle d'une amitose, c'est-à-dire d'un clivage inégal du noyau, qui donne d'une part le nucléole et, d'autre part, tout le reste du noyau. Laguesse et Champy, dans les faits que je viens de rappeler, expliquent l'issue du nucléole par une sorte de bourgeonnement du noyau. Peut-être enfin, sous l'influence de conditions physiques et chimiques toutes particulières, le nucléole devient-il capable de se former dans la concavité, qu'en se déformant, présente le noyau, contre la membrane nucléaire.

Quoi qu'il en soit, le nucléole se trouve exister en dehors du noyau, contre sa membrane d'abord; puis, on le voit grossir, il s'isole du noyau et finit par apparaître en plein protoplasma. Pendant ce temps le noyau, qui était resté déprimé en face de lui, reprend peu à peu sa forme, mais il est désormais impossible d'observer à son intérieur un nouveau nucléole.

A partir de ce moment, le nucléole ainsi isolé dans le protoplasma va devenir le centre de précipitation de dépôts calcaires, en même temps que s'élaborera aux dépens du protoplasma le substratum organique qui leur est associé. Par l'éosine-bleu de Kühne, on peut rencontrer dans quelques cellules le nucléole rouge, qui s'entoure d'une couche mince et très irrégulière, colorée en bleu foncé et qui représente l'origine première de ce dépôt. De nouvelles couches vont ainsi se déposer, formées de sels de calcium associés à un substratum organique. A ce moment la concrétion est formée. Elle n'est plus alors située dans une cellule, en raison de son volume excessif; elle est située entre les cellules, dans les travées constituées par les fibres névrogliques. Les concrétions paraissent plus nombreuses dans le voisinage des vaisseaux, sans doute uniquement par suite de la proximité plus grande du plasma sanguin, qui est l'élément convoyeur des sels de calcium, utilisés dans l'élaboration de ces concrétions. Ces dernières se présentent le plus généralement sur la coupe, sous la forme d'une cible; le nucléole représente le point central autour duquel sont disposés régulièrement des strates circulaires d'épaisseurs diverses et, sans doute aussi, de composition chimique un peu variable comme l'indiquent les différences de coloration entre ces strates successives. On rencontre également des concrétions où le développement des strates s'est fait de façon irrégulière à chacun des pôles du nucléole-centre et l'on a des aspects qui figurent assez bien le schéma d'un follicule de de Graaf de l'ovaire mûr. (Pl. X, fig. 18 et dans le texte Fig. II.)



Fig. II. — Concrétion calcaire de la glande pinéale de supplicié.

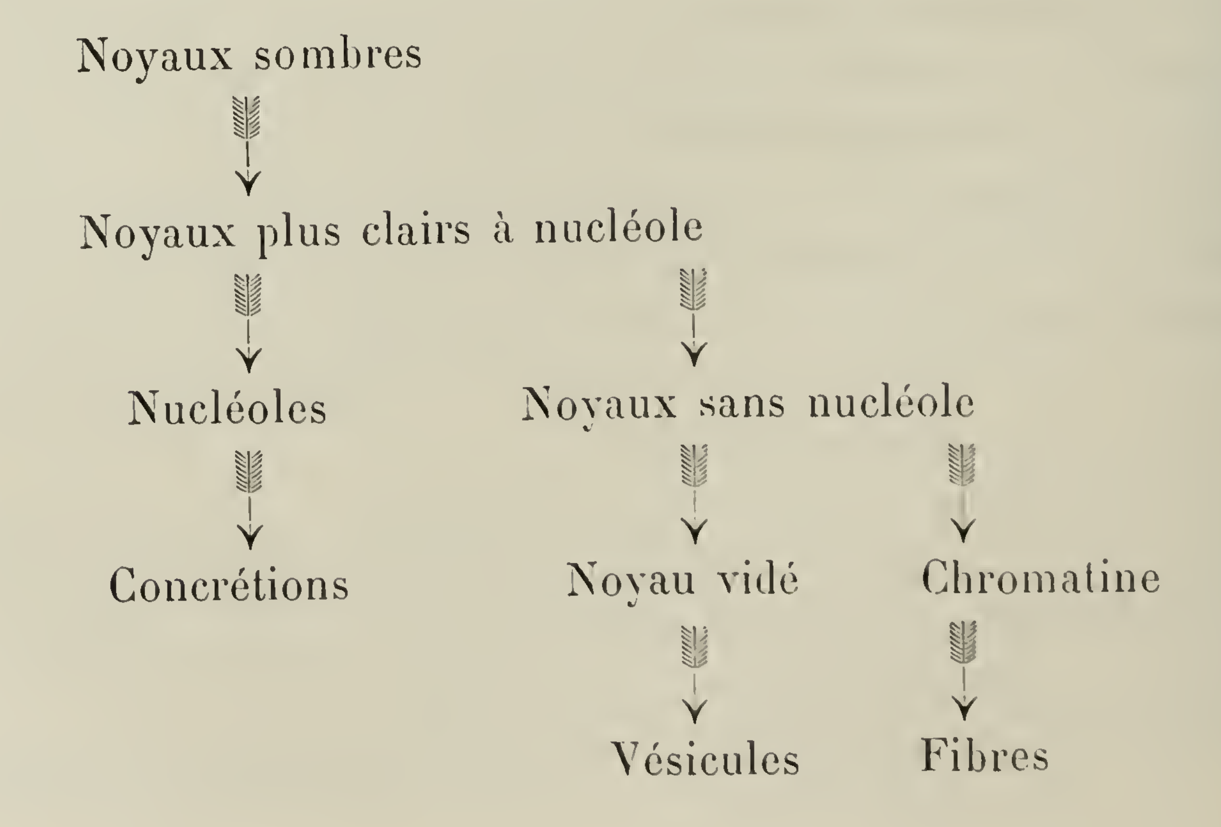
A mesure que la concrétion se développe, le nucléole perd peu à peu ses caractères primitifs d'affinité tinctoriale. Il devient un point sombre et souvent aussi il se vacuolise, de telle sorte que le centre de la concrétion apparaît vide.

Autour de la concrétion en voie d'accroissement, les fibres

névrogliques prolifèrent plus ou moins abondamment et il arrive de voir autour d'une concrétion un feutrage serré de fibres. Certaines concrétions atteignent un volume considérable et ce fait résulte alors de la réunion de plusieurs concrétions de plus petites tailles, comme le démontre leur aspect mûriforme. Autour de ces volumineuses concrétions, le tissu conjonctif à son tour prolifère fréquemment.

Si l'on essaie de résumer le processus de formation d'une concrétion, on voit qu'il s'agit d'un nucléole qui, dans des conditions non encore exactement déterminées, devient extra-nucléaire, devient un grain cytoplasmique présentant toujours les réactions du nucléole. Ce grain sert de centre de formation à un composé albumino-calcaire et à ce titre devient une enclave cellulaire. En se développant, cette enclave sort de la cellule et là évolue dans le réseau formé par les fibres névrogliques, pouvant fréquemment entrer en coalescence avec des concrétions provenant d'autres cellules, pour en former une plus volumineuse. En un mot, les concrétions sont d'origine nucléolaire.

Si maintenant, d'un coup d'œil général, l'on envisage les faits que je viens de décrire et qui intéressent le noyau, on voit qu'ils constituent, en somme, des phases successives dans l'histoire de ce noyau et, en manière de résumé, je les représente sous forme d'un schéma.



Il s'agit là de toute l'évolution d'une cellule qui, après avoir perdu son nucléole, après s'être appauvrie en chromatine, termine cette évolution par un processus dégénératif tout spécial. Cette évolution semble assez lente, mais il est certain que, par son seul fait, l'épiphyse s'appauvrirait en éléments normaux; aussi les nombreuses amitoses, toujours visibles, me semblent jouer un rôle réel et efficace dans la reproduction des éléments du parenchyme de la glande pinéale.

Ayant étudié successivement le protoplasma et le noyau, j'arrive à la description des faits que mes observations m'ont indiqués comme intéressants au sujet des fibres névrogliques.

Dans la glande de supplicié qui a servi de base à mes recherches, ces fibres étaient très développées. Je dirai d'abord un mot de leurs rapports vis-à-vis des cellules. Elles se montrent toujours indépendantes. Je n'ai jamais vu d'images, comme en représente Mlle Dimitrova, de prolongements cellulaires se continuant insensiblement par des fibres. Elles m'ont paru dans tous les cas complètement émancipées. Fréquemment elles traversent le protoplasma d'une cellule, mais sans jamais avoir avec lui aucun rapport de continuité, comme si elles s'étaient différenciées tout d'une coulée à son intérieur.

Obéissant à la loi que l'on vérifie dans les centres nerveux, les fibres et les cellules sont généralement en rapport inverse. Là où les cellules sont serrées, nombreuses, les fibres sont relativement plus rares, forment une gangue moins dense. A côté, au contraire, on voit des régions, que j'ai signalées sous le nom de « noyaux névrogliques », où les fibres forment un lacis abondant et où les corps cellulaires se font rares. Ces lacis névrogliques sont fréquents, je l'ai dit, aux environs des concrétions ayant atteint un certain développement.

Les fibres sont bien développées; leur calibre est assez gros et elles sont plus ou moins ondulées. Mais à côté de ces fibres normales, on peut observer, de place en place, de grosses fibres, véritables poutres assez analogues à celles que je signalais dans le renflement des Poissons, quoiqu'elles puissent être dirigées indistinctement dans toutes les directions, et qui atteignent un calibre énorme. Toutes ces fibres se colorent avec une grande

électivité par les méthodes de **Lhermitte**, de **Mallory**, par l'hématoxyline ferrique. L'éosine-bleu de **Kühne** m'a fourni des résultats intéressants, confirmés par les méthodes de **Giemsa** et de **Leishman**, dont la discussion m'occupera maintenant. Cette méthode met, en effet, en évidence deux variétés de fibres, dont la réaction tinctoriale est différente. Déjà cette différence de chromatophilie s'indique avec le fer et le Mallory, mais elle devient des plus nettes avec l'éosine-bleu de Kühne. Certaines fibres sont basophiles, et, à côté, d'autres sont acidophiles, sont colorées électivement et intensément par l'éosine. On peut se demander tout d'abord s'il s'agit réellement là de fibres névrogliques et non pas de fibres élastiques, par exemple, en raison de l'aspect ondulé et gracile de certaines d'entre elles. Mais ces fibres affectent vis-à-vis des cellules névrogliques des rapports qui ne peuvent laisser plus longtemps dans le doute leur nature véritablement névroglique. Et, à côté des fibres grêles, on en rencontre d'un calibre considérable, des poutres comme j'en signalais tout à l'heure. Ces fibres acidophiles peuvent être observées dans toutes les régions de la glande pinéale; il paraît cependant qu'elles soient un peu plus abondantes au voisinage des concrétions. Et, d'autre part, il est assez facile de constater que ces fibres rouges sont en rapport avec des cellules dont les noyaux se montrent riches en chromatine. (Pl. X, fig. 14.)

La glande pinéale nous apparaît comme un organe où de nouvelles fibres névrogliques s'élaborent sans cesse, où l'activité des cellules est toujours réelle et non plus virtuelle comme dans les autres portions du système nerveux. Et il y a lieu de penser que cet état acidophile des fibres névrogliques représente un état primitif, un état initial; leur plus grande abondance autour des concrétions d'un certain volume, où j'ai montré que les fibres proliféraient, m'en fournit une preuve. Ces fibres prennent par la suite, les caractères basophiles habituels et il est vraisemblable, sinon certain que c'est la chromatine nucléaire qui contribue à cet achèvement. Les noyaux des cellules en relation avec des fibres acidophiles se montrent, je le répète, toujours riches en chromatine et l'on assiste à un appauvrissement gra-

duel et progressif des noyaux, que j'ai étudié en détails et qui est tout à fait en faveur de cette dernière hypothèse.

Le rôle du noyau dans l'élaboration des fibres a été entrevu par Bonome, dans les faits qu'il a décrits au cours de son travail sur l'histogenèse de la névroglie. Dans les tout premiers stades de la formation du réseau névroglique, soit péri-épendymaire de la moelle, soit des hémisphères cérébraux, il admet, en effet, que les noyaux des cellules indifférentes et des jeunes spongioblastes forment un nouveau matériel de renforcement pour ce réseau.

« Une grande partie de ces noyaux, dit-il, est destinée à disparaître. En effet, ils deviennent pâles, par disparition de la chromatine, ils se tuméfient et peu à peu se désagrègent, fournissant des matériaux à la formation des travées du réseau. »

Enfin, cette abondance, cette élaboration continuelle de fibres névrogliques me suggèrent une série de réflexions, à tendances plutôt philosophiques. Ce fouillis de fibres, la présence de grosses travées, de poutres névrogliques, que nous avons vues exister, normalement dans les classes inférieures de Vertébrés, rappellent assez l'aspect de la névroglie dans certains cas pathologiques comme le tabes ou la syringomyélie. On sait, d'autres parts, que les pédoncules antérieurs de la glande pinéale ou *habenæ* vont se mettre en rapport par leurs fibres avec le ganglion de l'habenula, d'où, à leur tour, d'autres fibres vont se mettre en relation avec la base du cerveau dans le ganglion interpédonculaire, formant le faisceau de Meynert ou rétro-réflexe. Aussi l'idée peut être émise, que cet organe névroglique, sans cesse en activité de production de fibres, constitue là, grâce aux connexions que je viens d'indiquer, une épine irritative vis-à-vis des centres nerveux, modifiant les actes nerveux normaux, leur donnant à tous son empreinte; et voilà comment l'histologie apporterait une contribution à la fameuse hypothèse de Descartes, si tournée en dérision, qui faisait de l'épiphyse le siège de l'âme. Et la déviation intellectuelle, qui a valu au possesseur de la glande en question d'être supplicié, avait peut-être là sa cause originelle. Une telle théorie, ainsi posée peut certainement paraître fantaisiste, mais il n'en serait pas moins intéressant

d'examiner toute une série d'épiphyses d'individus divers, réputés moralement normaux ou anormaux, et de constater le degré d'activité des fibres névrogliques dans ces organes.

Maintenant que voilà terminée l'étude des éléments névrogliques, il convient de jeter un regard en arrière et de tirer dès à présent de cette étude des conclusions.

Nous venons de voir que les cellules névrogliques de la glande pinéale étaient capables de former continuellement de nouvelles fibres, qui présentaient au début une acidophilie particulière, et que le noyau, en s'appauvrissant, participait à l'élaboration ultérieure de ces fibres. L'étude de ce noyau nous a montré comment se faisait cet appauvrissement, qui aboutit, par transformation graduelle et directe, à la formation de vésicules dont la signification nous est sans doute inconnue, mais n'en est peut-être pas moins importante. Il est évident que l'on assiste à une mort cellulaire, mais il est fort possible que cette mort, telle que celle que l'on observe dans d'autres éléments, soit une mort utile, la vésicule, résultant de la transformation du noyau, ayant, en dehors de l'emploi de la chromatine qu'elle a perdue, une utilisation, un rôle physiologique. C'est du reste là une hypothèse toute gratuite que je forme, l'étude cytologique ne m'y autorise pas. D'autre part, nous avons observé le nucléole, devenu extra-nucléaire, déterminant l'élaboration des concrétions, et j'ai montré par quel processus. Tous ces faits me permettent de conclure à l'existence réelle de phénomènes formateurs aux dépens des éléments névrogliques dans l'épiphyse.

CONCLUSIONS

Je classerai ces conclusions sous deux titres : les premières seront des conclusions directes, qui découleront immédiatement de l'exposé des faits auquel je viens de procéder, elles en seront le résumé. Mais il convient de s'élever de faits particuliers à des idées générales, et les conclusions que je réunirai dans une deuxième partie seront des déductions d'un ordre général.

I. — Conclusions particulières.

1° L'étude du renflement caudal de la moelle des Poissons nous a montré qu'il existait dans un grand nombre d'espèces de cette classe de Vertébrés une formation de nature névroglique qui, au point de vue de sa signification et sans doute aussi de son évolution, me semble à rapprocher du lobe nerveux de l'hypophyse et de l'épiphyse des Vertébrés supérieurs, situés eux à l'autre extrémité de l'axe nerveux. Comme dans ces formations, la différenciation s'est faite, là, à l'avantage de l'élément névroglie. Cette névroglie est restée à un stade jeune, comme le prouve l'abondance du protoplasma du corps cellulaire, et elle est capable de l'élaboration de grains, qui évoluent en boules et en flaques, attestant pleinement son activité formatrice.

L'étude de ce renflement a également confirmé ce fait établi par **E. Müller**, à savoir que la névroglie est, déjà chez les Poissons osseux, complètement indépendante de l'épendyme.

2° En étudiant la glande pinéale, nous avons pu constater que cet organe est, avant tout, et presque uniquement névroglique, et, que là aussi les cellules névrogliques demeurent actives. Cette activité se manifeste d'abord par la production incessante de fibres nouvelles. Ces fibres jeunes se présentent avec une affinité tinctoriale différente; elles sont acidophiles.

3° Le noyau prend une part dans l'élaboration de ces fibres en cédant sa chromatine, d'où résulte son appauvrissement. Cet appauvrissement fait que l'on voit des noyaux posséder une richesse en chromatine très variée, qui va en diminuant progressivement et aboutit à la formation de vésicules d'aspect particulier.

4° Au cours de cette dégénérescence spéciale, les noyaux présentent de nombreuses figures d'amitoses qui ont un rôle certain dans la reproduction des cellules, et perdent à un moment leur nucléole. Ce nucléole devient le centre de formation des concrétions calcaires, si abondantes dans la glande pinéale de l'Homme.

II. — Conclusions générales.

Ces faits étant ainsi précisés, il importe maintenant d'en tirer des conclusions d'ordre général.

Au point de vue des fibres, mes observations m'ont montré que, dans leurs rapports avec le corps cellulaire, elles ne présentent jamais de continuité, donnant ainsi raison à la théorie soutenue par **Weigert**, **Aguerre** et **Reinke**, de l'indépendance complète des fibres.

Le noyau joue certainement un rôle à un moment de l'évolution de ces fibres, et, parmi toutes celles produites, il s'en trouve d'un calibre énorme, véritables poutres, qui s'observent normalement chez les Poissons, mais qui, lorsqu'elles existent dans la glande pinéale humaine, jouent peut-être un rôle irritatif vis-à-vis des centres nerveux.

On s'est habitué à considérer la névroglie comme un tissu figé, comme un tuteur rigide, comme une charpente dépourvue de toute activité. Aussi, l'idée principale, qui a dirigé ce travail, a été d'établir que, du moins dans les régions où je l'ai étudiée, la névroglie est douée d'une activité formatrice des plus nettes. Je dis formatrice à dessein et non sécrétrice. Ce terme de sécrétrice a un sens trop restreint, il contient implicitement le terme physiologique de glandulaire et nos connaissances sur la névroglie sont trop insuffisantes pour permettre de l'employer. J'ai voulu m'en tenir à une interprétation morphologique, rechercher si les cellules névrogliques sont capables d'élaborer des formations figurées, et le terme d'activité formatrice, dans sa généralité, les englobe toutes, qu'il s'agisse de sécrétion au sens que l'on attribue à ce mot dans les glandes en général, ou qu'il s'agisse de phénomènes d'un ordre différent.

Quoi qu'il en soit, la névroglie doit désormais nous apparaître sous un jour nouveau. Du simple rôle de soutien qu'on lui reconnaissait autrefois, ce tissu s'élève peu à peu vers de plus hautes destinées; nos idées suivant en cela une évolution ana-

logue à celle qu'elles ont suivie pour le tissu conjonctif, jadis vulgaire tissu de remplissage et maintenant jugé capable de multiples fonctions. La cellule névroglique, sœur mineure de la cellule nerveuse, lui est peut-être supérieure étant moins différenciée, moins adaptée en vue d'une fonction précise, restant plus active d'une activité que nous avons vue se manifester de bien des façons et persister toute son existence.

Index bibliographique.

AGABABOW. — Ueber Färbung der Neuroglia nach Weigert's Methode. *Rusk. Wratsch.*, Bd. IV, 1905 (en russe).

AGUERRE. — Untersuchungen über die menschlichen Neuroglia. *Arch. f. mikr. Anatomie*, Bd. LVI, 1900.

ANGLADE ET DUCOS. — Note préliminaire sur l'anatomie et la physiologie de la glande pinéale. *Journ. Méd. Bordeaux*, t. XXXIX, 1909.

BOLL. — Die Histologie und Histiogenese der nervösen Centralorganen. *Arch. f. Psych, und Nervenkrankh.*, Bd. IV, 1874.

BOLLES LEE ET HENNEGUY. — *Traité des méthodes techniques de l'anat. microsc.*, O. Doin, éd., 1902.

BONOME. — Sull' istogenesi della nevroglia normale nei Vertebrati. *Arch. ital. di anat. e di embr.*, vol. VI, 1907.

CHAMPY. — Recherches sur l'absorption intestinale, etc... *Arch. d'Anat. microsc.*, t. XIII, 1911.

CHRISTIAN. — Neuroglia tissue and ependymal epithelium in teratoid tumors. *Journ. Amer. Med. Assoc.*, 1904.

CIONINI. — Sulla strutura della ghiandola pineale. *Rivista sperimentale di freniatria e med. leg.*, 1885.

COLLIN (R.). — Mitochondries des cellules névrogliques, *C. R. Soc. Biol.*, t. LXXIV, 1913.

— *C. R. Assoc. Anat.*, Lausanne, 1913.

CUTORE. — Il corpo pineale di alcuni Mammiferi. *Arch. ital. anat. e embr.*, vol. IX, 1911.

DARKSCHEWITSCH. — Zur Anatomie der Glandula pinealis. *Neurologisches Centralblatt*, n° II, 1886.

DIMITROVA. — *Recherches sur la structure de la glande pinéale.* Thèse de méd., 1901, Nancy.

EDINGER. — *Zwölf Vorlesungen über den Bau der nervösen Centralorgane*, II, Aufl., 1889.

ELLENBERGER. — *Handbuch vergl. mikros. Anat. d. Haustiere*, 1911.

FAVARO. — A proposito di una publicazione, ecc... *Anat. Anz.*, Bd. XL, 1912.

FIEANDT (Von). — Eine neue Methode zur Darsellung des Gliagewebes. *Arch. f. mikr. Anat.*, Bd. LXXVI, 1910.

FUCHS (H.). — Ueber das Ependym. *Verh. anat. Ges., 16. Vers. Halle. 1902.*

— Ueber Beobachtungen an Sekret und Flimmerzellen. *Anat. Hefte*, H. LXXVIII, 1904.

GALASESCU ET URECHIA. — Les cellules acidophiles de la glande pinéale. *C. R. de la S. de Biologie*, t. LXVIII, 1910.

GALEOTTI. — Studio morfologico e citologico della volta del diencefalo in alcuni Vertebrati. *Riv. di Pat. nervosa e mentale*, vol. II, 1897.

HELD. — Ueber den Bau der Neuroglia. *Abh. math. phys. Kl. K. Sächs. Gesel Wiss.*, Bd. XXVIII, 1903.

— Zur weiteren Kenntniss der Neuroglia des Menschen. 79 *Vers. deutscher. Naturf. u. Arzte*, Dresden, 1907, sept.

— Ueber die Neuroglia marginalis der menschlichen Grosshirnrinde. *Monatschr. Psych. u. Neurol. Ergänzungsh. zu Festch. Flechsig.*, d. 26, 1908.

IMHOF (G.). — Das Lumbalmark bei den Vögeln. *Arch. f. mikr. Anat.*, Bd. LXV, 1905.

JONNESCO. — Sur l'origine du pigment du lobe postérieur de l'hypophyse. *Arch. de méd. expér. et d'anat. path.*, t. XXV, 1913.

JORIS. — *Contribution à l'étude de l'hypophyse*. Bruxelles, 1907.

— Le lobe postérieur de la glande pituitaire. *C. R. Ass. des Anatomistes*, Marseille, 1908, 10e réunion.

KOHN (Al.). — Ueber das Pigment in der Neurohypophyse des Menschen. *Arch. f. mik. Anat.*, LXXV, 1910.

KRAUSHAAR. — Entwickelung der Hypophysis und Epiphysis bei Nagethieren. *Zeitschrift für wissenschaf. Zoologie*, Bd. XLI, 1885.

LAGUESSE. — Corpuscules paranucléaires, etc... *Cinquantenaire de la société de Biologie de Paris. Vol. Jub.*, Paris, 1899.

LHERMITTE ET GUCCIONE. — Nouvelle méthode pour la coloration de la névroglie. *Semaine médicale*, t. XXVIII, 1909.

MALLORY. — Ueber gewisse eigentümliche Farbreaction der Neuroglia. *C. f. allgem. Path. und path. Anat.*, Bd. VI, 1895.

— *Journ. exp. méd.* 1900 et *Journ. roy. mic. soc.*, 1901.

MAWAS. — Structure et signification glandulaire probable des cellules névrogliques. *C. R. Soc. Biol.*, t. LXIX, 1910.

MEYNERT. — *Stricher's Handbuch der Lehre von den Geweben*. Leipzig, 1871.

MÜLLER (E.). — Studien über Neuroglia. *Arch. f. mik. Anat.*, Bd. LV, 1899.

NAGEOTTE. — Phénomènes sécrétoires de la névroglie dans la substance grise. *C. R. Soc. Biol.*, t. LXVIII, 1910.

OBERSTEINER. — *Anleitung bei Studium des Baues der nervösen Zentralorganen*. Leipzig, 1912.

PRENANT. — *Éléments d'embryologie de l'Homme et des Vertébrés*. 1896, t. II.

PRENANT ET BOUIN. — *Traité d'histologie*, 1911, t. I et t. II.

RAUDER. — Die letzten spinalen Nerven und Ganglien. *Morphol. Jahrbuch*, Bd. III, 1877.

BENAUT. — La névroglie et l'épendyme. *Arch. de physiol.*, 1882.

RETZIUS. — Studien über Ependym und Neuroglia. *Biol. Untersuch. Retzius*, Bd. V, 1893, Stockolm.

RUBASCHKIN. — Zur Lehre vom Bau der Neuroglia und des Ependyms. *Dissert. Saint-Pétersbourg*, 1903 (en russe.)

SAINT-RÉMY. — *Recherches sur la portion terminale du canal de l'épendyme*. Thèse de Nancy, 1887.

SOYER. — Contribution à l'étude de l'hypophyse. *Arch. d'anatomie microscopique*, 1912, t. XIV.

STADERINI. — Intorno alla ghiandola pineale dei Mammiferi. *Monit. zool. ital.*, vol. VIII.

STILLING. — *Neue Untersuchungen über den Bau des Ruckenmarks*. Cassel. 1859.

STUDNICKA. — Ueber das Ependym des Zentralnervensystems der Wirbeltiere. *Sitz. Ber. böhm. ges. Wiss. math. nat.* 1899.

— Untersuchungen über den Bau des Ependyms der nervösen centralorgane. *Anat. Hefte.* Bd. XV, 1900.

— Die Parietalorgane (*aus Lehrbuch des vergl. Anat. der Wirbeltiere. Supplementbl.*). Jena, 1905.

VAN GEHUCHTEN. — *Anatomie du syst. nerveux chez l'Homme.* 1906.

WEBER (E. H.). — *Meckel's Archiv.* 1827.

WEIGERT. — Bemerkung über das Neurogliagerüst des menschlichen Zentralnervensystem. *Anat. Anz.*, Bd. V, 1890.

— Zur path. Histologie des Neurogliagerüsts. *Centralbl. für allgem. Path. und. path. Anat.*, Bd. I, 1890.

— Beiträge zur Kenntniss der normalen menschlichen Neuroglia. *Festschr. zum 50. Jubiläum des ärtz. Vereins zu Franckfurt*, 1895.

Explication des Planches.

PLANCHE IX.

Toutes ces figures sont représentées à un grossissement de 1 600 fois environ, d'après des préparations colorées à l'hématoxyline ferrique et à l'éosine.

FIG. 1. — Renflement caudal d'une Carpe de 30 centimètres. Une cellule névroglique de la portion ventrale, montrant des grains de tailles diverses dans son protoplasma; un d'eux atteint presque le volume du noyau. Ce dessin, fait à la même échelle que les autres de cette planche, permet de se rendre compte de la petitesse des éléments chez les Poissons.

FIG. 2. — Glande pinéale de supplicié. Noyau de cellule névroglique présentant un appendice en crochet.

FIG. 3. — Glande pinéale. Noyau en voie d'amitose.

FIG. 4. — Glande pinéale. Amitose. Les deux moitiés du noyau sont séparées.

FIG. 5. — Noyau foncé, riche en chromatine.

FIG. 6. — Noyau plus clair, présentant un nucléole.

FIG. 7. — Noyau sans nucléole.

FIG. 8. — Noyau en voie d'appauvrissement. On ne distingue plus que quelques grains de chromatine, au voisinage de la membrane nucléaire. On perçoit un réseau dans le noyau.

FIG. 9. — L'appauvrissement s'accentue.

FIG. 10. — Noyau complètement vidé représentant une vésicule claire au milieu d'un lacis de fibres névrogliques.

FIG. 11. — Cellule présentant un nucléole extra-nucléaire, dans une dépression du noyau.

PLANCHE X.

FIG. 12. — Quelques cellules de la glande pinéale. On retrouve les différents types de noyaux et l'on voit les différentes variétés de fibres.

Fibres grêles et épaisses, acidophiles et basophiles. × 900 environ. Éosine-bleu de Kühne.

Fig. 13. — Nucléole extra-nucléaire. Éosine-bleu de Kühne. × 1 600.

Fig. 14. — Noyau riche en chromatine avec un beau nucléole et des fibres acidophiles. Kühne.

Fig. 15. — Noyau en fer à cheval, avec un nucléole dans la concavité. Kühne.

Fig. 16. — Nucléole intra-protoplasmique. Ce nucléole a grossi; on remarque la dépression du noyau en face de lui. Kühne.

Fig. 17. — Début de la précipitation de sels calcaires autour de nucléole. Kühne.

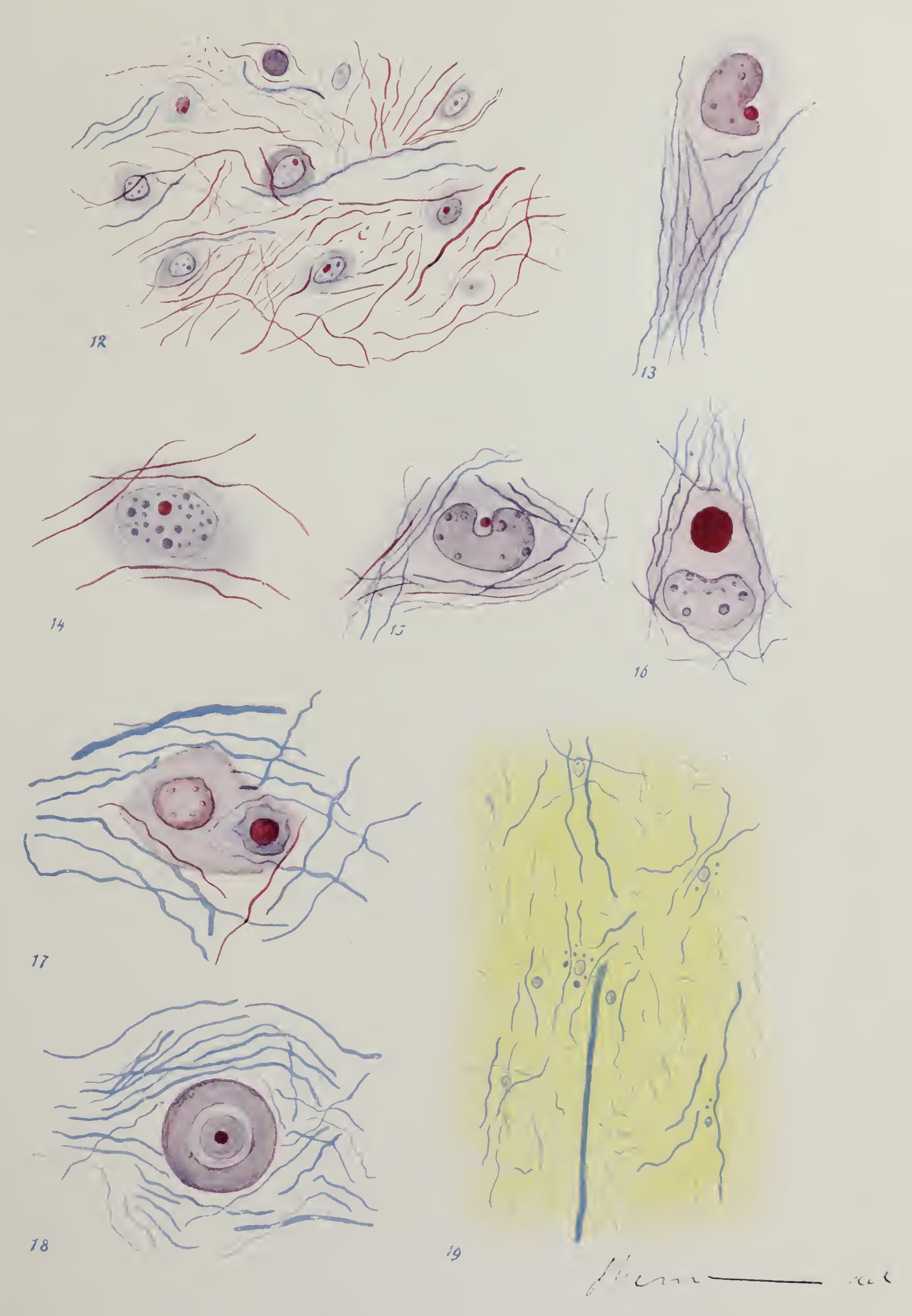
Fig. 18. — Concrétion en évolution, montrant le nucléole central et les strates concentriques. Hématoxyline de Mallory.

Fig. 19. — Renflement caudal. *Cyprinus carpio*, 50 centimètres. Quelques cellules névrogliques montrant des fibres ordinaires et une grosse poutre. Autour de quelques noyaux, on remarque des grains également colorés en bleu. Victoriablau de Lhermitte. × 1 000.

(J. Vernes.)



MASSON ET Cie, ÉDITEURS



Masson et Cie, éditeurs

ÉTUDE SUR LA KÉRATINISATION

L'ÉPITHÉLIUM CORNÉ DE L'ŒSOPHAGE

DE QUELQUES MAMMIFÈRES

Par Max **KOLLMANN** et Louis **PAPIN**

PLANCHES XI et XII.

INTRODUCTION.

Le présent travail a une double origine. Au cours de recherches antérieures sur le pharynx des Lémuriens (**Max Kollmann et Louis Papin**, 1914) nous avons éprouvé quelques difficultés à interpréter certains faits histologiques. Nous indiquions la nature cornée probable des assises superficielles de l'épithélium pharyngo-œsophagien, nous réservant de reprendre par la suite cette étude en étendant le champ de nos recherches.

D'autre part, depuis la note publiée par l'un de nous (**Papin**, 1906) sur la structure du revêtement corné de l'épithélium œsophagien du Cobaye, un auteur italien (**Arcangeli**, 1909) étudiait les phénomènes cytologiques de la kératinisation et s'adressait, dans ce but, au même matériel. Il remarquait très justement que, avec ce dernier, l'observation était grandement facilitée par le volume des éléments et, ajoutons-le, par la simplification de l'évolution cellulaire. Discutant les conclusions énoncées par l'un de nous, **Arcangeli** en contestait la valeur et se croyait autorisé à admettre la nature « semi-cornée » du revêtement œsophagien.

Enfin, au cours de ces dernières années, les travaux remarquables de l'école de Hambourg sont venus modifier nos anciennes conceptions du mécanisme de la kératinisation. A

l'aide de méthodes chimiques et histochimiques souvent ingénieuses, **Unna** et ses élèves ont fait connaître des faits nouveaux dont l'importance est capitale.

Nous avons donc voulu d'une part élucider un problème qui s'était posé à nous et qui n'avait pu d'ailleurs être compris dans le cadre d'un travail antérieur. Nous avons voulu d'autre part contrôler les assertions d'**Arcangeli** et rechercher dans quelle mesure les faits rapportés par **Unna** et ses élèves étaient adaptables à notre matériel d'étude.

Telle a été l'origine de ce travail. A côté de ces questions essentielles, concernant le processus même de la kératinisation, nous nous sommes proposé de préciser, grâce à un matériel particulièrement favorable, le problème de l'origine, de l'évolution et de la signification de la kératohyaline. Nous avons été tout naturellement amenés à étudier l'ensemble de l'épithélium œsophagien pour établir le point de départ des phénomènes cellulaires que nous observions et nous avons pu, de la sorte, caractériser l'existence de formations mitochondriales des plus nettes.

PREMIÈRE PARTIE

HISTORIQUE

Nous voudrions exposer ici, aussi brièvement que possible, non pas toutes les théories qui ont été émises sur la kératinisation, mais quelques-unes d'entre elles : celles qui ont eu cours jusqu'à ces dernières années et celle qui, sortie de l'école de Hambourg, a été introduite plus récemment dans la science.

Ranvier (1879, 1882, 1883, 1899), dont les nombreux travaux sur la structure de la peau sont désormais classiques et à qui nous devons la plus grande partie de nos connaissances actuelles en cette matière, a donné le premier une théorie de la kératinisation.

Pour **Ranvier**, la succession des phénomènes cellulaires est la suivante. Au *stratum filamentosum* constitué par des cellules polyédriques réunies par des filaments d'union ou ponts inter-

cellulaires, et contenant à leur intérieur des fibrilles épidermiques, fait suite le *stratum granulosum*. A ce niveau, les filaments d'union disparaissent en majeure partie ainsi que les fibrilles du cytoplasma. On voit apparaître l'*éléidine*, substance présentant avec les huiles des analogies physiques, mais de nature probablement albuminoïde, et dont les affinités chromatiques et histo-chimiques sont bien nettes : le carmin, la thionine et l'hématoxyline, colorent les granulations d'éléidine. Le *stratum intermédium* qui fait suite se différencie par l'affinité toute spéciale qu'il présente pour le picrocarminate d'ammoniaque après action de l'acide osmique. C'est au niveau de cette assise cellulaire que s'opère la kératinisation véritable de la membrane d'origine filamenteuse qui entoure les cellules. La nature intime du processus est d'ailleurs inconnue. On sait seulement qu'il aboutit normalement à la formation de deux substances, la kératine et la graisse épidermique. Au-dessus du *stratum intermedium*, le *stratum lucidum* est caractérisé par son peu d'affinité pour les colorants, par l'absence des noyaux et par la présence, dans les cellules qui le constituent, d'éléidine diffuse. Celle-ci ne doit pas être opposée pour **Ranvier** à l'éléidine en grains du *stratum granulosum*, à laquelle les auteurs allemands donnent le nom de *kératohyaline*. Les flaques d'éléidine diffuse, il est vrai, ne se colorent pas par l'hématohyaline; mais il peut s'agir là, non pas de différences dans la constitution chimique, mais de simples modifications de l'état physique car, dit **Ranvier**, on peut transformer l'éléidine granuleuse en éléidine diffuse par l'action d'une solution de chlorure de sodium à 10 p. 100. Le *stratum corneum* est, lui, formé de cellules à membrane constituée par de la kératine et à contenu dégénéré renfermant de la graisse épidermique. La kératine, ainsi que le démontre l'action des acides et de la potasse caustique, constitue une sorte de squelette. Cette dernière assise se colore en jaune par le picro-carmin.

On peut donc dire que, pour **Ranvier**, la kératinisation débute au niveau du stratum intermedium ; elle est précédée du tassement vers la périphérie des fibrilles épidermiques refoulées par l'élaboration de l'éléidine. Quant à celle-ci, on doit la considérer

comme un produit d'élaboration cellulaire « au même titre que le pigment, que les fibrilles, que la graisse épidermique ». Son rôle dans la kératinisation n'est pas démontré puisqu'on en trouve dans les muqueuses non kératinisées (muqueuse buccale, par exemple), et qu'elle fait défaut, au contraire, chez le Chat, dans certains papilles de la langue recouvertes d'un étui corné. La plupart des auteurs qui ont étudié les phénomènes de kératinisation se sont surtout attachés à fixer l'origine et la signification de la kératohyaline (éléidine en grains de **Ranvier**). C'est qu'en effet, pour beaucoup d'entre eux, la transformation cornée de la cellule épidermique est liée à la présence de la kératohyaline. C'est ainsi que **Blaschko** (1885) désignait cette dernière sous le nom de *prokératine*.

Les opinions qui ont été émises sur l'origine de la kératohyaline peuvent être schématisées de la façon suivante :

I. **La kératohyaline provient du noyau.** — *a*) C'est un produit de désintégration de tout le noyau (**Mertsching**, 1889, **Posner**, 1889, **Selhorst**, 1890).

b) C'est un produit de désintégration de la chromatine (**Ernst**, 1892, **Tettenhammer**, **Arcangeli**, 1909).

c) C'est un produit de transformation d'une partie constitutive du noyau encore mal déterminée et qui, liquide dans le noyau, devient solide après son passage dans le cytoplasma (**Rabl**, 1897).

II. **La kératohyaline est d'origine cytoplasmique.** — *a*) C'est un produit de désintégration des fibrilles cytoplasmiques (**Kromayer**, 1890).

b) C'est un produit de transformation de la substance interfibrillaire (**Weidenreich**, 1900, **Apolant**, 1901).

c) La kératohyaline est directement élaborée par le cytoplasma (**Mac Leod**, 1902, **Rosenstadt**, 1893).

d) La kératohyaline provient aussi bien du cytoplasma que des fibrilles plasmatiques (**Schridde**, 1905).

III. **La kératohyaline provient à la fois du noyau et du cytoplasma.** — *a*) Par union de la chromatine plus ou moins modifiée issue du noyau avec les « granoplasmes » (**Unna**).

b) L'élaboration nucléaire est primitive; l'élément issu du noyau subit des modifications et, à un stade plus avancé

d'évolution, concourt à la formation de la kératohyaline (**Laffont**, 1909).

On trouvera un exposé plus complet et une discussion de toutes celles de ces théories qui sont antérieures à 1900 dans le travail de **Weidenreich** (1900). Nous reviendrons plus loin sur les plus récentes. Nous n'en retiendrons ici que la constatation de la multiplicité des hypothèses.

Il faut reconnaître que la plupart des auteurs ont fait porter leurs études sur un matériel (la peau de l'Homme ou des Mammifères) peu favorable, car, la complexité des structures, le faible volume des cellules, la spécialisation intense des éléments sont autant de causes qui tendent à obscurcir la question.

Nous avons dit déjà que, pour la plupart des anciens auteurs, la kératohyaline se transformait ultérieurement en kératine. C'est là une opinion qui, croyons-nous, est à l'heure actuelle abandonnée. Que la kératohyaline ait une évolution particulière, c'est ce que nous verrons plus loin, mais il ne saurait être question de la faire intervenir dans le processus intime de la kératinisation. Elle précède celle-ci, mais elle ne la détermine pas. Nous aurons l'occasion de nous étendre longuement sur ce point.

Avant d'exposer les conceptions si particulières de **Unna** et de ses élèves, nous indiquerons quelques données qui semblent avoir été nettement établies au cours de ces dernières années. Elles ont trait au mode de kératinisation de la cellule. **Branca** a montré, au cours de ses recherches sur la kératinisation, que la transformation cornée atteignait d'abord les fibrilles plasmatiques, pour s'étendre ensuite à la substance interfibrillaire et à la membrane. **Firket** (1911) arrive aux mêmes conclusions et il établit d'autre part l'origine mitochondriale des fibrilles, en sorte que la kératinisation apparaît, non plus comme un processus brutal surprenant la cellule en pleine activité, mais comme une évolution progressive et d'un intérêt biologique plus évident.

Nous arrivons ainsi à la théorie de **Unna**, dans laquelle les données chimiques, histochimiques et histologiques concourent

Juin 1914.

à la formation d'une vue d'ensemble, plus complète que celles des auteurs précédemment cités.

Nous n'extrairons ici, des travaux considérables d'Unna et Golodetz et de leurs élèves, que les données essentielles : nous reviendrons dans le cours de ce travail sur les points particuliers.

On a vu que Ranvier assimilait l'éléidine à la kératohyaline et n'y voyait qu'une même substance à deux états physiques différents. Il semble bien aujourd'hui que cette notion soit inexacte. Déjà Buzzi (1889) pensait qu'il n'en était pas ainsi et Unna (1876, 1883) remarquait en outre que le stratum granulosum (kératohyaline) et le stratum lucidum (éléidine) sont séparés par une couche (stratum intermedium, infrabasale de Unna) dépourvue d'inclusions. Plus tard, Gavazzeni (1908) montrait que la trichohyaline est une substance albuminoïde amphophile qui serait constituée par la combinaison d'une albumine acidophile et d'un corps X basophile. L'albumine acidophile ne serait autre que l'éléidine. A peu près en même temps, Ciliano (1908) montrait que l'éléidine est, elle aussi, un albuminoïde, tandis que Wile (1909) étudiait sa répartition dans le stratum lucidum et insistait sur ses propriétés acidophiles.

Unna et Golodetz (1907, 1909, 1910) étudiaient les graisses de la peau dont l'origine et la nature ont donné lieu à tant de discussions. On a déjà vu que l'éléidine, considérée autrefois comme un lipoïde, doit être rayée de cette catégorie. En combinant les méthodes à OsO^4 avec les méthodes chromatiques (celle de Fischler, par exemple), Unna et Golodetz ont constaté que les corps gras sont localisés dans la couche cornée seule, à partir du stratum lucidum (basale) et qu'ils sont en grande partie constitués par de l'acide oléique et autres acides gras libres. Il existe aussi probablement une certaine quantité d'éthers de cholestérine. Nous devons ajouter, cependant, que ces conclusions ont été attaquées par Nicolau (1911), qui trouve, au moyen du Scharlach R et du Soudan, de la graisse dans les assises profondes du corps de Malpighi.

L'épiderme contient en outre du glycogène et celui-ci est

situé, d'après Unna et Golodetz (1908), dans le stratum intermedium (infrabasale), précisément dans cette assise qui ne contient plus de kératohyaline et ne renferme pas encore d'éléidine.

Enfin, nos deux auteurs (1907, 1908) ont soigneusement étudié la kératine au point de vue chimique et microchimique. Ils ont montré l'existence de plusieurs sortes de kératines qu'ils ont isolées : la kératine A forme la membrane cellulaire cornée; la kératine B est disposée en granulations à l'intérieur de cette membrane (Judin, 1909, Bergmann, 1909). En même temps, ils ont découvert qu'une grande quantité d'albumoses est répartie dans la cellule cornée sous forme de granulations.

Ajoutons un dernier détail important : Unna constata que toutes les cellules de l'épiderme ne sont pas également riches en kératine et en albumoses. Dans les éléments cornés qui surmontent les papilles, les albumoses sont très abondantes, la kératine B plus rare; au contraire, les cellules situées au-dessus des bourgeons interpapillaires sont plus chargées de kératine et moins riches d'albumoses.

Réunissant toutes ces données, Unna arrive à une conception générale de la kératinisation. Frappé tout d'abord de la présence de glycogène dans le stratum intermedium (infrabasale), entre la kératohyaline et l'éléidine, il admet que le corps X de Gavazzeni est un glycoprotéide plus ou moins complexe. La kératohyaline se décomposerait donc en donnant une substance ternaire (glycogène) et des substances albuminoïdes. Ces dernières donneraient en définitive l'éléidine (Gavazzeni) et enfin les albumoses de la couche cornée. Ce qui vient à l'appui de cette manière de voir, c'est l'abondance particulière de la kératohyaline au niveau des papilles, c'est-à-dire immédiatement au-dessous des cellules riches en albumoses.

Quant au glycogène, il disparaît rapidement; mais nous savons que, à partir de la basale, la couche cornée est chargée d'acides gras. D'où cette conclusion probable que ces corps gras proviennent, en définitive, de la transformation du glycogène. Rien de plus naturel en somme, et nous connaissons depuis

longtemps les rapports biochimiques des hydrates de carbone et des corps gras.

La kératine A, qui forme la membrane des cellules, provient évidemment de la transformation de cette membrane qui préexiste, d'après **Unna** (1910), dans le corps de Malpighi. Enfin, la kératine B serait le produit de la transformation du spongioplasma, et c'est là encore une notion qui cadre fort bien avec les données histologiques apportées par tous les auteurs depuis **Ranvier**. Presque tous ont plus ou moins vu le tassement des fibrilles protoplasmiques autour de la membrane et leur transformation ultérieure en substance kératinique.

Telle est la conception la plus élaborée que nous possédions à l'heure actuelle sur le processus de la kératinisation.

PLAN DU TRAVAIL

Nous avons cru devoir tout d'abord établir sans contestation possible la nature kératinisée de l'épithélium œsophagien et cela en isolant la kératine par voie purement chimique. Nos essais ont porté sur l'œsophage du Bœuf qui, seul, nous offrait à traiter une assez grande quantité de substance. Comme ces procédés sont inapplicables à l'œsophage des petits animaux, nous avons alors essayé sur ce même œsophage du Bœuf, dont la nature chimique nous était bien connue, les principales réactions microchimiques des substances kératiniques. Ce sont les résultats de ces recherches que nous exposerons en premier lieu.

Puis, nous étudierons avec détails la structure histologique de l'œsophage du Cobaye, en nous attachant à élucider, dans la mesure du possible, les modifications cytologiques qui transforment la cellule malpighienne en cellule cornée. Nous ferons ensuite les mêmes recherches chez le Bœuf, et nous examinerons enfin quelques animaux pour lesquels nous nous sommes contentés d'une étude plus sommaire.

Nous terminerons en essayant de donner une réponse précise aux questions que nous avons posées au début.

TECHNIQUE HISTOLOGIQUE

La fixation de l'épithélium de l'œsophage demande quelques soins. Il faut éviter un durcissement exagéré du tissu conjonctif et du muscle, sans quoi on ne peut obtenir de coupes suffisamment minces. Le liquide de Zenker fixe bien mais durcit beaucoup trop. Nous nous sommes très bien trouvés du Bouin et surtout du liquide de Mann qui donne une fixation plus exacte :

Sublimé	2,5	gr.
Acide picrique	1	—
Eau	100	—

Au moment de l'usage on ajoute 15 centimètres cubes de formol à 40 p. 100.

Nous laissons agir douze heures sur de petits fragments, lavons à l'alcool iodé puis à l'alcool pur. Nous préférons ne pas employer l'alcool lithiné pour enlever les dernières traces d'acide picrique, parce que ce réactif macère trop facilement; les coupes collées et débarrassées de leur paraffine se décolorent totalement dans l'eau pure en moins d'une heure.

Nous avons également utilisé le liquide de Flemming et, pour certains détails spéciaux, l'alcool absolu et le formol à 10 p. 100 environ.

Nous avons employé les méthodes de coloration les plus courantes et nous signalerons au passage les détails particuliers que chacune d'elles nous a montrés. Cependant, dans l'étude du noyau et de ses modifications, nous avons obtenu de très utiles renseignements par l'emploi de mélanges de deux couleurs basiques, et notamment de ceux où entre la pyronine (**Pappenheim**, 1910) : pyronine-vert de méthyle, pyronine-malachite, pyronine-bleu de méthylène, bleu de méthylène-fuchsine, etc.

Nous faisons une solution aqueuse assez concentrée de ces colorants dans une proportion à déterminer par l'expérience (la quantité indispensable de vert de méthyle varie énormément avec son origine). Quelques gouttes de cette solution concentrée sont versées dans une boîte plate contenant de l'eau distillée, et la préparation y est placée face en dessous.

Ces solutions ne précipitent d'ailleurs pas. La coloration est progressive; on la pousse un peu plus qu'il n'est nécessaire; on déshydrate en un tour de main et on monte au baume.

Pour mettre en évidence les mitochondries, nous avons employé les méthodes de Benda, de Ciaccio et de Regaud.

Celle de Benda au Flemming et au Krystallviolett est suffisamment connue pour que nous n'ayons pas à y revenir. Il en existe plusieurs variantes qui donnent sensiblement les mêmes résultats.

La méthode de Ciaccio employée ici est celle qui a été décrite par cet auteur dans les *Beitr. z. pathol. Anat.* (Bd. LI, 1911).

On fixe dans le liquide suivant :

Bichromate de K à 5 p. 100	80 c.c.
Formol à 40 p. 100	20 —
Acide formique.	X gouttes.

pendant vingt-quatre heures. On imprègne deux semaines dans le bichromate à 3 p. 100. On lave, et traite pendant cinq jours dans le liquide de Marchi. On inclut et colore dans la fuchsine anilinée pendant vingt-quatre à quarante-huit heures; la différenciation se fait au moyen d'alcool picriqué. Nous préférons supprimer la coloration de fond au vert d'iode recommandée par Ciaccio. Enfin, l'hématoxyline au fer réussit fort bien après la fixation précédente.

Nous avons enfin employé la méthode de Regaud, qui nous a donné des résultats superposables à ceux de la méthode de Benda et qui est autrement agréable à employer. On fixe dans le liquide suivant :

Bichromate de K à 3 p. 100	80 vol.
Formol	20 —

pendant deux ou trois jours. On lave sommairement, puis on imprègne dans une solution de bichromate à 3 p. 100. **Regaud et Favre**, (1910, 1912) indiquent qu'ils ont mordancé trois mois pour la peau humaine; nous avons constaté qu'il faut en effet une durée assez longue, mais qu'à partir de trente jours les résultats sont sensiblement les mêmes qu'après une durée plus longue. Nous avons même réussi d'excellentes préparations avec

une pièce (œsophage de Bœuf) que nous avions simplement fixée au formol dans un tout autre but et que nous avons ultérieurement imprégnée au bichromate.

La coloration se fait par l'hématoxyline au fer : on mordance dans l'alun de fer à 4 p. 100 additionné à quelques gouttes de SO^4H^2; puis on colore dans l'hématoxyline à 1/2 p. 100.

La différenciation est d'autant plus précise qu'elle est plus lente; nous employons de l'alun de fer étendu à 1/2 p. 100 environ.

DEUXIÈME PARTIE

CHAPITRE PREMIER

LA KÉRATINE DE L'ŒSOPHAGE DU BŒUF RECHERCHE CHIMIQUE ET HISTOCHIMIQUE

Historique. — Jusqu'à ces dernières années, les réactions permettant de caractériser la kératine dans les tissus étaient des plus imparfaites; les propriétés chimiques de cette substance, purement négatives, ne se prêtaient d'ailleurs pas à l'établissement de réactions microchimiques. On se bornait, en général, à faire remarquer que les tissus kératinisés se colorent surtout par les teintures acides, l'éosine, la fuchsine acide, très peu ou pas du tout par les basiques (en vert, par exemple, par le bleu d'Unna); enfin on ajoutait que le kératine est insoluble dans la plupart des réactifs, y compris les alcalis et les acides étendus. Ce n'étaient là que réactions en somme fort peu caractéristiques et spécifiques.

Pourtant, **Ernst** (1892) avait montré que la méthode de Gram, appliquée dans certaines conditions aux substances kératinisées, donnait une réaction spécifique et l'un de nous s'était appuyé sur ce fait pour admettre la nature cornée du revêtement épithélial de l'œsophage du Cobaye (**Papin**, 1906). De même la méthode de **Rausch** (1897), qui avait permis à cet auteur de colorer nettement le « relief » des cellules cornées, peut passer, dans une certaine mesure, pour spécifique.

Les travaux récents d'Unna et Golodetz ont complètement modifié la question. Ces auteurs ont montré que les substances kératiniques se colorent en rouge par le réactif de Millon employé *à froid* (II, 1908).

Cette réaction est commune, comme on sait, a toutes les matières albuminoïdes; mais elle se produit *à froid* seulement avec la kératine : on sait que cette réaction est due à la tyrosine dont le groupement existe en effet dans tous les albuminoïdes.

D'autre part, les mêmes auteurs (IV, 1909) ont constaté que la couche cornée de la peau jouit d'un pouvoir réducteur remarquable sur les sels ferriques. Sur cette propriété, ils ont fondé la réaction du fer-tanin. Les coupes sont imprégnées de Fe^2Cl^6, lavées, traitées par une solution de tanin, puis de nouveau longuement lavées. Seuls, les éléments kératinisés sont colorés en noir-bleu. Il est à remarquer que le traitement inverse, tanin-fer, ne donne pas du tout les mêmes résultats, et il y a dans ces deux réactions contraires un ensemble caractéristique des substances kératinisées.

Unna et Golodetz ont d'ailleurs poussé leurs études beaucoup plus loin. Tous les traités de chimie physiologique décrivent un procédé de préparation de la kératine qui consiste à faire digérer la substance dans de la pepsine en milieu chlorhydrique.

On obtient finalement un produit insoluble dans les réactifs autres que les acides et alcalis concentrés, mélange, disent les auteurs, de plusieurs kératines, qu'on ne sait pas séparer. Unna et Golodetz (1907, 1908) ont fait digérer la substance cornée dans NO^3H fumant, ou mieux dans SO^4H^2 étendu, additionné d'eau oxygénée.

Une partie de la masse se dissout; la portion insoluble est une kératine (kératine A de Unna et Golodetz). La portion solubilisée a également les caractères d'une kératine (kératine B). Pour les isoler toutes deux à l'état de pureté, on étend le liquide acide de huit à dix fois son volume d'eau; la kératine B se précipite.

On reprend après filtration par NH^3 étendue, qui redissout la kératine B. La kératine A est alors isolée à l'état de pureté.

La kératine B est précipitée du filtrat par neutralisation. Ces deux kératines étaient alors mélangées dans la couche cornée de la peau. **Unna et Golodetz** ont d'ailleurs extrait d'autres organes cornés une troisième kératine, différente des deux précédentes, la kératine C, mais ils ne l'ont pas complètement étudiée, tandis qu'ils ont pu donner la composition centésimale des deux premières. Fait assez inattendu, étant données les opinions admises jusqu'ici, ces deux kératines semblent relativement pauvres en soufre.

Ce n'est pas tout, d'ailleurs, ce qu'on peut extraire des cellules cornées : le filtrat acide de l'opération ci-dessus décrite renferme en effet des albumoses facilement caractérisables.

Unna et Golodetz ont alors étudié les réactions microchimiques de ces trois substances isolées.

Les kératines A et B se colorent par le fer-tanin ; la kératine B seule se colore par la méthode de Rausch en rouge violacé. Tout au moins, la coloration de la kératine A est beaucoup moins intense que celle de la kératine B. Enfin, les albumoses se colorent en bleu franc par le Rausch, et en brun par le fer-tanin.

Armé de ces réactions, **Unna** a pu montrer que les cellules cornées de l'épiderme ne renferment pas toutes la même proportion de ces diverses substances. Celles qui surmontent les bourgeons interpapillaires sont beaucoup moins riches en albumoses que celles qui surmontent les papilles.

Judin (1909) a confirmé ces derniers résultats en faisant digérer des coupes de peau dans la pepsine chlorhydrique. Les albumoses sont d'abord digérées et toutes les cellules se colorent en bleu par le fer-tanin et en rouge par le Rausch. Il a constaté alors que la membrane des cellules cornées est toujours formée de kératine A ; la kératine B se présente sous forme de fines granulations situées au contact de la face *interne* de la membrane ; les albumoses sont répandues au centre de la cavité cellulaire sous forme de granulations sphériques bien plus volumineuses ; il existe aussi des cellules plus riches en albumoses (cellules suprapapillaires) qui sont réduites à leur membrane de kératine A, et à un contenu de granulations d'albumoses.

Enfin, **Judin** a constaté que, en traitant par NaOH à 1 p. 100 des coupes déjà digérées à la pepsine chlorhydrique, les granulations de kératine B se dissolvent et que les cellules sont alors entièrement vides.

Bergmann (1909) est arrivé à des résultats identiques en examinant simplement des fragments de peau macérée dissociés par agitation dans l'eau et colorés à la méthode de Rausch.

Merian (1910) enfin fit un dernier pas. Au moyen de sa méthode, **Rausch** (1897) avait depuis longtemps montré l'existence des granulations d'albumoses et de kératine B, dont il ignorait d'ailleurs la nature et il les interprétait comme des ornements en *relief* à l'extérieur de la membrane. En faisant digérer des coupes dans HCl étendu, **Merian** a constaté la disparition du prétendu « relief »; au contraire, des cellules isolées traitées par la même méthode montrent encore ce relief; le « relief » est donc interne et il a été protégé de l'action de HCl par la membrane intacte, ce qui n'avait pas eu lieu dans les coupes.

Recherche de la kératine par voie chimique. — Nous avons essayé d'extraire du revêtement cornée de l'œsophage du Bœuf les diverses substances isolées par **Unna et Golodetz**, et cela afin d'établir nettement la nature kératinisée de ce revêtement; puis, nous avons examiné les réactions microchimiques des cellules de ce revêtement sur coupes et après dissociation.

Cette étude a porté surtout sur le Bœuf, le seul animal qui pouvait nous fournir une matière assez abondante. D'ailleurs, tandis que la nature cornée de l'œsophage du Bœuf ne semble pas à première vue tout à fait évidente, au contraire, la ressemblance du revêtement œsophagien du Cobaye avec la couche cornée de la peau est tellement frappante qu'il ne reste, même après un examen sommaire, que peu de doute.

Nous avons tout d'abord disséqué la muqueuse d'un œsophage de Bœuf parfaitement frais. Une macération de deux jours dans de l'acide acétique très étendu nous a permis d'isoler la couche cornée, accompagnée cependant d'une certaine partie du corps muqueux que nous n'avons pu éliminer totalement.

Après dessiccation, nous avons obtenu environ 5 grammes de

substance. Celle-ci a été traitée par la méthode à $SO^4H^2 + H^2O^2$, sensiblement supérieure d'après **Unna et Golodetz** eux-mêmes à la méthode à NO^3H fumant.

La matière pulvérisée a été portée dans le réactif suivant, préalablement refroidi :

Eau	60 cc.
SO^4H^2 concentré à 66° B	40 —
H^2O^2.	10 —

Après quarante-huit heures de contact, le contenu du ballon a été étendu de dix fois son volume d'eau, puis filtré douze heures plus tard.

Le filtrat a été recueilli pour servir à une recherche des albumoses. La matière restée sur le filtre a été lavée à l'eau distillée, puis portée dans une solution de NH^3 à 1 p. 100.

Elle s'est en partie dissoute. Après vingt-quatre heures de contact, une nouvelle filtration a permis de séparer un résidu insoluble. Selon les données de **Unna et Golodetz**, ce résidu est formé de kératine A.

Nous avons constaté en effet qu'il est *insoluble* dans tous les réactifs salins, acides ou alcalins, sauf dans les acides et alcalis concentrés. Enfin, il est tout à fait *inattaquable* par la pepsine, même après une action prolongée (quatre jours).

Examiné au microscope, on constate qu'il est en réalité formé par les *membranes* des cellules cornées, vidées de leur contenu sous l'action des réactifs. On sait que, d'après **Unna, Colodetz** et leurs élèves, les membranes de la cellule cornée sont formées de kératine A. Nos résultats concordent donc parfaitement avec les leurs.

Le dernier filtrat (ammoniacal) a été alors étudié; sa neutralisation par HCl étendu a déterminé un précipité, blanc, caséeux, assez volumineux. Nous avons constaté que la précipitation n'était pas encore complète après neutralisation exacte, et que la plus grande partie du précipité ne se formait qu'en milieu légèrement acide.

Ce précipité a été séparé par filtration, lavé assez longuement à l'eau distillée légèrement acidifiée, et desséché.

De toute évidence, il contenait diverses substances albumi-

noïdes provenant des portions du corps de Malpighi que nous n'avions pu éliminer, mais nous pensions y trouver de la kératine B.

Après un dernier lavage, il fut desséché à l'air libre, pulvérisé et porté dans l'eau distillée. La plus grande partie entra en solution. Le résidu séparé et lavé fut alors traité par la pepsine chlorhydrique. Nous pensions ainsi nous débarrasser de la plus grande partie au moins des albuminoïdes autres que la kératine B qui est, comme on sait, insoluble dans la pepsine (**Unna et Golodetz**). Or, après un temps assez court, le précipité entra tout entier en dissolution.

Nous n'avons donc pas pu isoler de kératine B de l'œsophage du Bœuf. Cet organe n'en contient probablement pas; tout au plus pourrait-on admettre qu'elle n'existe qu'en faible quantité, du même ordre de grandeur que les pertes qui se produisent au cours des opérations précédentes.

Nous avons enfin réuni les filtrats successivement obtenus et recherché les albumoses. Ces filtrats renferment une assez forte proportion d'alcali-albumine et d'acide-albumine que nous avons dû éliminer.

Finalement, nous avons obtenu une petite quantité d'une substance albuminoïde précipitable par NaCl à saturation et en milieu très légèrement acétique. C'était une albumose, ou un mélange d'albumoses.

Les réactions sont d'ailleurs assez nettes. Le précipité est soluble dans l'eau (au moins partiellement).

La solution précipite par NO^3H (soluble dans excès de réactif), par $SO^4(NH^4)^2$ à saturation, par le pyrogallol (précipité soluble à chaud). Enfin et surtout, cette solution est précipitable par NaCl acétique, et le précipité soluble à chaud se reforme par refroidissement.

En résumé, le revêtement épithélial de l'œsophage du Bœuf contient de la *kératine A*, des *albumoses*, mais semble dépourvu de kératine B. La nature cornée de cet épithélium ne peut faire aucun doute.

Essais microchimiques. — *Réaction de Millon.* — Nous l'avons utilisée suivant le procédé de **Unna et Golodetz**. La liqueur de

Millon normale est étendue de son volume d'eau et d'un cinquième de glycérine.

Des fragments de couche cornée ou des coupes faites à main levée dans du matériel fixé au formol à 5 p. 100, ou encore des cellules dissociées dans l'alcool au tiers donnent toujours une réaction positive. La couche ou les éléments cornés se teintent à *froid* en rouge-orangé très caractéristique. La coloration est avivée par lavage dans NO^3H étendu. Le Bœuf, le Mouton et le Cobaye donnent exactement le même résultat.

Nous avons aussi essayé cette réaction sur des cellules dissociées après action de $SO^4H^2 + H^2O^2$ et traitement ultérieur par l'ammoniaque; elle ne s'est produite que *très faiblement* ou pas du tout. Or, on sait que ces élements sont réduits à leur membrane de kératine A. De même nous l'avons essayée sur des cellules digérées à la pepsine chlorhydrique, dépourvues, comme on sait, d'albumoses, après ce traitement; elle ne nous a pas donné meilleur résultat; il en résulte que nous devons considérer la réaction de Millon comme caractéristique de la couche cornée considérée *en bloc*, plutôt que comme caractéristique de la kératine. Par ce côté, la réaction de Millon présente quelques rapports avec la réaction du soufre de la peau. Il existe en effet dans la couche cornée une certaine quantité de soufre labile que **Unna et Golodetz** mettent en évidence au moyen de l'acétate de plomb. La couche cornée se teinte alors fortement en brun. Or, ce soufre ne fait pas partie intégrante de la kératine qui ne donne pas, après isolement et purification, la réaction de l'acétate de Pb. Contrairement à ce qu'on attendait, la kératine ne contient qu'une très faible quantité de soufre, d'ailleurs fortement fixé à la molécule. La réaction de l'acétate de Pb pourrait être considérée comme caractéristique de la couche cornée intacte.

Réaction du fer-tanin et du tanin-fer. — On sait que ces deux réactions forment un ensemble caractéristique. Les coupes (fixation au formol) ou les cellules dissociées sont traitées par une solution de perchlorure de fer (Fe^2Cl^6) à 10 p. 100 pendant quelques minutes, bien lavées pour éliminer l'excès de réactif, puis plongées dans une solution de tanin à 10 p. 100.

La préparation noircit; un lavage prolongé différencie un peu la coloration. On constate alors que la couche cornée est colorée en noir brunâtre. La teinte tire plus sur le brun que sur le bleu, ce qui permet d'admettre que les cellules renferment une certaine proportion d'albumoses. D'autre part, les cellules isolées réduites à leur kératine A donnent encore la réaction. *C'est donc bien là une réaction de la kératine.* Enfin la réaction inverse du tanin-fer essayée dans les mêmes conditions ne donne qu'une très faible coloration gris jaunâtre.

Remarquons en passant que la teinte prise par les cellules cornées après le fer-tanin est très uniforme. On sait que, d'après **Unna**, cette teinte varie quelque peu suivant la proportion de kératine et d'albumoses contenus dans les cellules. L'uniformité de la coloration des cellules cornées de l'œsophage du Bœuf montre que tous ces éléments ont sensiblement la même composition.

Méthode de Rausch. — On sait que cette méthode a servi à son auteur à démontrer le « relief » des cellules cornées. On sait aussi ce que nous entendons aujourd'hui par là. Nous avons employé cette méthode à peu près suivant les formules de **Unna**.

Les préparations sont fortement teintées dans le bleu polychrome pur, au moins pendant une demi-heure. La différenciation s'opère dans l'acide acétique à 1/2 p. 100 au plus, pendant un temps qu'on ne peut fixer, car il dépend de l'épaisseur des coupes ou des frottis. Un lavage prolongé (une demi-heure) doit suivre; enfin, le virage de la coloration se fait dans le ferricyanure de K à 1 p. 100. On lave, on sèche et on monte au baume.

Remarquons dès maintenant que les préparations, surtout les frottis, sont fort difficiles à réussir. Souvent, la décoloration est trop avancée; si on essaye de la faire moins complète, on obtient des précipités. Il faut écourter le passage dans l'acide acétique, laver assez longuement et saisir le moment où les préparations ne sont pas encore trop décolorées et où elles ne renferment cependant plus de teinture libre capable de précipiter dans le ferricyanure. *En un mot, l'affinité des cellules cornées de l'œsophage du Bœuf pour le bleu d'Unna est relativement peu marquée.*

Si donc nous examinons un frottis de cellules cornées dissociées dans l'alcool au tiers et colorées au Rausch ou au Gram, nous constatons la présence d'un « relief » extrêmement net, constitué par de nombreuses granulations sphériques de 1 μ de diamètre environ, bien colorées en rouge violacé et laissant entre elles des espaces de même dimension (Pl. XII, fig. 12), semblablement colorés mais beaucoup plus clairs. Il n'y a aucun doute que ces granulations ne fassent saillie à l'intérieur de la membrane. Elles sont en effet très visibles même sans aucune coloration et se présentent alors comme des perles réfringentes; les jeux de lumière qu'elles produisent quand on élève ou abaisse le tube du microscope renseignent avec certitude sur leur position.

D'ailleurs, la même méthode appliquée à des coupes très fines (3 μ) fixées au liquide de Mann, montre que chaque cellule cornée se compose d'une membrane très mince colorée en rouge violacé très clair, et d'un grand nombre de granulations faisant saillie *à l'intérieur* de la cellule, colorées comme la membrane *mais d'une façon beaucoup plus intense* (Pl. XII, fig. 13). Nous avons cru un instant que ces granulations étaient constituées par de la kératine B. Il n'en est rien.

Examinons en effet des éléments cornés, dissociés, tels qu'ils se présentent après l'action de $SO^4H^2 + H^2O^2$ et de NH^3. On sait que, dans ces conditions, ces cellules sont débarrassées de leur kératine B et réduites à leur membrane de kératine A. Déjà, l'examen de frottis non colorés permet de constater l'existence d'un relief qui ne diffère en rien de celui des éléments intacts. Mais surtout, la coloration par le Rausch donne des préparations qui sont absolument identiques à celles qu'on obtient avec les cellules non traitées par la méthode à H^2O^2. La conclusion découle d'elle-même : *les cellules cornées de l'œsophage du Bœuf ne renferment pas de kératine B, mais sont seulement formées de kératine A*.

Il est d'ailleurs impossible d'objecter que les réactifs n'ont pas pénétré dans la cellule et n'ont pu dissoudre la kératine B. La preuve de leur pénétration est fournie par la disparition complète du noyau, qui se voit au contraire fort bien dans les cel-

lules simplement dissociées à l'alcool au tiers. Enfin, supposant que peut-être la kératine B, est dans le cas particulier de l'œsophage du Bœuf, très résistante, nous avons laissé macérer pendant un mois dans NH^3 à 1 p. 100 des cellules cornées préalablablement traitées pendant quinze jours par SO^4H^2 et H^2O^2; nous n'avons cependant observé aucune dissolution.

Nous conclurons donc en disant que les cellules du revêtement corné de l'œsophage du Bœuf possèdent une membrane uniquement formée de kératine A renforcée de nombreuses granulations régulièrement disposées et de même nature chimique. Remarquons enfin que, contrairement à ce que laisseraient supposer les exemples étudiés jusqu'ici par **Unna**, **Golodetz** et leurs élèves, le « relief » *n'est pas obligatoirement* formé par la kératine B et les albumoses.

Existe-t-il des albumoses dans la cellule cornée de l'œsophage du Bœuf? Si on s'en rapporte aux données de l'analyse chimique, c'est très probable; malheureusement l'étude microchimique ne donne à peu près aucun résultat. Voici cependant ce que nous avons observé : dans certains frottis de cellules cornées dissociées à l'alcool au tiers et colorées au Rausch on observe parfois, mais non d'une manière constante, des granulations assez grosses colorées en bleu franc, tranchant très nettement sur la teinte rouge violacée du « relief ». Leur position à l'intérieur de la cellule est absolument certaine. On peut parfaitement mettre *successivement* au point la membrane supérieure de l'élément, les granulations bleues et le noyau, la membrane inférieure. A nous en tenir aux données de **Unna**, nous aurions affaire à des granulations d'albumoses. Mais, d'une part, ces granulations ne se rencontrent pas dans tous les frottis; d'autre part, nous n'avons pu les retrouver sur les coupes. Nous nous abstiendrons donc de conclure.

Méthode de Ernst. — Cette méthode consiste essentiellement dans l'application à la couche cornée de la méthode de Gram pour coloration des Bactéries. La couche cornée de la peau « prend le Gram » avec beaucoup de vigueur. **Ernst** (1896) remplace la solution iodo-iodurée par l'eau chlorée ou bromée, après quoi il fait agir l'alcool acidifié auquel résistent seuls les

éléments kératinisés. L'un de nous (**Papin**, 1906) s'était en partie basé sur cette réaction pour affirmer la nature kératinisée du revêtement œsophagien du Cobaye. Plus récemment, **Arcangeli** (1908) a critiqué cette manière de voir et semble admettre que la réaction de Ernst n'est pas spécifique. Pourtant, plus récemment encore, cette réaction a été utilisée par **Merian** (voir p. 205).

D'après nos observations, elle est à peu près superposable à la réaction de Rausch. Nous l'avons pratiquée, soit au moyen de l'iode dissous dans l'iodure de potassium, suivant le procédé classique, soit au moyen de l'eau bromée, mais nous n'avons pas observé de différences sensibles entre les deux procédés. Les cellules dissociées dans l'alcool au tiers ou les coupes sont traitées par le violet de gentiane aniliné pendant un quart d'heure à une demi-heure. Comme pour le Rausch, la coloration doit être très énergique. Un lavage prolongé et soigneux doit suivre, surtout avec l'eau bromée qui précipite énergiquement le violet de gentiane. Ici encore, il faut saisir, pour plonger la préparation dans le mordant, l'instant où les coupes ne sont pas décolorées par l'eau, et où cependant elles ne contiennent plus de couleur libre. Un lavage non moins soigné est indispensable au sortir du mordant, après quoi on différencie à l'alcool acidifié.

Dans ces conditions, les cellules dissociées montrent leurs granulations de kératine A avec beaucoup plus de netteté encore qu'après la méthode de Rausch (Pl. XII, fig. 12), en raison de leur coloration plus opaque. Au premier abord elles paraissent plus volumineuses, mais un examen soigné montre qu'il en est rien : il s'agit donc bien des mêmes formations. La coloration des coupes, qui n'est pas toujours très facile à réussir, montre aussi les mêmes granulations faisant saillie sur la face interne des membranes qui sont également colorées mais plus légèrement. En somme, les résultats sont superposables à ceux de la méthode de Rausch.

Autres méthodes. — Enfin, nous avons naturellement utilisé toutes les autres méthodes de coloration plus ou moins banales, et avons toujours trouvé que la kératine de l'œsophage du Bœuf se colore comme la couche cornée de la peau : elle ne prend pas l'hématoxyline; elle se teinte en vert métachromatique par l'Unna, etc., etc.

CHAPITRE II

ŒSOPHAGE DU COBAYE

Historique. — Le revêtement corné de l'épithélium œsophagien du Cobaye semble connu depuis longtemps. Oppel en signale l'existence dans son *Lehrbuch*; Ranvier (1883) note la présence d'éléidine dans la muqueuse bucco-œsophagienne de l'Homme et d'un certain nombre de Mammifères : Singe, Chien, Rat, Cobaye. Joris (1905) est le premier qui, à notre connaissance, ait fait une étude approfondie du revêtement corné de l'épithélium œsophagien du Cobaye. Il croyait pouvoir conclure de ses recherches à la nature fibrillaire de cette formation. « Des fibres ondulées, dirigées parallèlement suivant les irrégularités de la surface » s'écartent les unes des autres aux approches des assises cellulaires « et passent entre les cellules épithéliales voisines ». Doit-on conclure, comme on serait si facilement tenté de le faire, que la cellule épithéliale se transforme partiellement ou totalement pour donner la fibre cornée? Nullement. Pour Joris, la cellule épithéliale est le siège d'une sécrétion dont le produit est déposé à sa surface et c'est aux dépens de cette substance amorphe élaborée que *secondairement* se différencient les fibres cornées. Grâce à l'emploi de la méthode de Ernst (méthode de Gram modifiée), considérée comme spécifique de la nature kératinique des éléments, Joris affirmait avoir vu le passage du filament incolore non encore kératinisé à la fibre colorée électivement par le violet de gentiane.

C'était là, à n'en pas douter, un mode de kératinisation inédit et vraiment remarquable.

L'un de nous (Papin, 1906), reprenait le travail de Joris. En suivant exactement la technique de cet auteur et en contrôlant les résultats par d'autres méthodes, il arrivait à des données absolument différentes. Le simple examen de coupes pratiquées dans des pièces fixées à l'acide osmique, sans autre coloration, montre très nettement les contours cellulaires des éléments kératinisés. La nature cellulaire est encore établie plus nette-

ment, si c'est possible, par l'action dissolvante de la soude, de la potasse ou de l'ammoniaque, qui détruisent les ciments intercellulaires, suivie de coloration au picro-carmin de Ranvier. Les fibrilles de **Joris** ne sont donc pas autre chose que les membranes cellulaires kératinisées, et il n'y a pas lieu de faire intervenir un processus nouveau, différent de ceux décrits jusqu'alors et dont le moindre défaut est sa complexité. **Papin** essayait enfin toutes les réactions classiques de la kératine et la réaction de Ernst et concluait, comme **Joris**, à la nature évidemment cornée du revêtement œsophagien du Cobaye. Il insistait en même temps sur la présence d'éléidine (kératohyaline) dans les cellules les plus superficielles du corps de Malpighi : les granulations de kératohyaline s'étendent au niveau de l'œsophage jusqu'à la troisième ou quatrième assise cellulaire. Les assises les plus profondes contiennent de fines granulations ; les plus superficielles des granulations plus volumineuses.

Arcangeli (1909) a de nouveau examiné l'œsophage du Cobaye. Il arrive à des conclusions sensiblement différentes de celles de **Papin** au sujet de la couche cornée et apporte aussi quelques données nouvelles. Nous nous étendrons quelque peu sur la conception très particulière de l'auteur italien.

Et d'abord quelle est, d'après lui, l'origine de la kératohyaline? Elle ne peut être cytoplasmatique. En effet, dit-il, le stratum granulosum est monoréfringent et obscur à la lumière polarisée avec les nicols croisés. Ce phénomène est dû à la présence de la kératohyaline. Or, le stratum filamentosum est, lui, biréfringent : il n'en contient donc pas.

Voilà un premier point. Mais l'apparition progressive dans le cytoplasma de grains de kératokyaline de volume inégal, leur aspect tout à fait comparable à celui des karyosomes, leurs rapports avec ceux-ci, voilà autant de caractères de présomption en faveur de l'origine nucléaire de la kératohyaline. Enfin, dans un certain nombre de cas, **Arcangeli** observe la migration des *karyosomes* hors du noyau. Au niveau du revêtement corné (*stratum semi-corneum* de l'auteur), sus-jacent au stratum granulosum, les grains de kératohyaline modifient leurs affinités chromatiques et de basophiles deviennent acidophiles.

Les modifications du noyau sont parallèles. Déjà très pauvre en chromatine au niveau de la zone granuleuse, il tend de plus en plus à acquérir des affinités acidophiles, se tasse et se ratatine; ce dernier caractère atteint son maximum dans le stratum semi-corneum. En somme, pour **Arcangeli**, la kératohyaline provient du noyau dont elle est un produit de désintégration; ce n'est pas autre chose que de la chromatine.

Passons maintenant à ce que **Arcangeli** appelle le *stratum semi-corneum* (couche cornée de **Joris** et de **Papin**). Tendance de plus en plus marquée à l'acidophilie, aspect fibrillaire du cytoplasma avec tassement de ces fibrilles à la périphérie de la cellule, noyaux plus ou moins dégénérés sous forme de corpuscules acidophiles, tels sont les caractères de cette assise. Il s'agit, dit l'auteur, non pas d'une couche cornée vraie, comme le prétendent **Joris** et **Papin**, mais d'une formation dont le processus de kératinisation n'atteint jamais son stade ultime. Cette affirmation est basée sur l'analogie existant entre les caractères chromatiques du stratum semi-corneum de l'œsophage et ceux du stratum intermedium de la peau chez le Cobaye. Comparant ces caractères au moyen de la méthode de Ranvier (fixation à l'acide osmique, coloration au picro-carminate d'ammoniaque), **Arcangeli** note la même affinité acidophile dans les deux cas. Au point de vue structural, il y a bien une certaine différence : le stratum intermedium contient encore des noyaux vésiculeux, dépourvus de leur chromatine, tandis que dans le stratum semi-corneum ils sont réduits à de petites masses acidophiles. Mais, dit **Arcangeli**, ce caractère différentiel tombe, si l'on observe la zone du stratum semi-corneum qui est en contact immédiat avec la couche granuleuse : on y retrouve les noyaux vésiculeux du stratum intermedium. Autre caractère différentiel auquel **Arcangeli** n'attache pas une très grande valeur : si, dit-il, dans les cellules du stratum intermedium, la coloration est un peu diffuse, c'est qu'il y a peut-être un certain degré de fluidification des grains de kératohyaline accompagnant les modifications de leurs affinités chromatiques. D'autre part, dans la zone granuleuse de l'épithélium œsophagien, les grains de kératohyaline ne sont pas tassés les uns contre les

autres, comme dans la couche correspondante de l'épiderme; tout en subissant ultérieurement les mêmes modifications physico-chimiques qu'au niveau du stratum intermedium, ils restent séparés par des intervalles assez grands et ne se fusionnent pas. Mais c'est là un fait qui est en rapport étroit avec le grand développement du cytoplasma relativement à celui du noyau.

Concluons donc que, pour **Arcangeli**, il n'y a pas de différences essentielles entre le stratum intermedium et le stratum semi-corneum. D'où il résulte que ce dernier représente le degré ultime, « définitif » du développement de l'épithélium œsophagien, dans lequel le processus de kératinisation s'est arrêté en chemin. Il ne saurait donc s'agir, pour **Arcangeli**, d'une couche cornée vraie.

Nous indiquerons enfin le travail de **Laffont**, paru la même année (1909) que celui d'**Arcangeli**, sur l'origine des grains de kératohyaline. **Laffont** a étudié la muqueuse de la portion cardiaque de l'estomac du Rat dont la structure, est tout à fait superposable à celle de la muqueuse œsophagienne du Cobaye. Au-dessous de la couche cornée, on trouve une première assise cellulaire contenant de volumineuses granulations; au niveau de la deuxième et de la troisième, elles sont déjà moins nettes, dans les autres elles font entièrement défaut. Voilà ce que l'on observe avec les méthodes banales. Mais, avec des procédés plus précis (méthode de Heidenhain), on arrive à distinguer des grains très fins jusque dans la quatrième assise.

Si l'on observe les rapports réciproques des granulations et du noyau, on constate que les plus volumineuses sont le plus rapprochées du noyau, et que leur volume décroît à mesure que l'on s'en éloigne.

La méthode de Regaud permet de mettre en évidence certains faits que **Laffont** interprète de la façon suivante : Les gros grains de kératohyaline des assises les plus périphériques ne sont pas colorés; seuls le sont, en gris foncé, des grains de moyenne dimension, « à contours irréguliers, occupant presque toute l'étendue de la couche muqueuse ». Très fins à la base de cette couche, ils augmentent de volume dans la région moyenne

jusqu'à atteindre celui des grains de kératohyaline les plus volumineux. Ils deviennent, dans les assises sus-jacentes, plus globuleux et se décolorent progressivement vers le centre, « alors que leurs contours semblent devenir plus foncés ». On voit se dessiner sur leurs contours des grains très fins, fortement colorés, prenant la thionine. Il faut noter que ces grains de la couche moyenne sont très peu nombreux dans chaque cellule, beaucoup moins nombreux que les grains de kératohyaline dans les assises périphériques. Enfin ils présentent des rapports de voisinage avec les noyaux : tantôt ils sont accolés à la membrane nucléaire, tantôt ils semblent être à l'intérieur des noyaux.

La méthode de Weigert colore les grains de kératohyaline ; les plus petits en noir, les plus volumineux, les plus périphériques par conséquent, en brun très foncé. Or, on trouve ces derniers dans presque tous les noyaux des deux ou trois premières assises, au nombre de un à trois par noyau. Jamais on ne les trouve dans les assises sous-jacentes. **Laffont** estime qu'il s'agit ici « d'un processus de dégénérescence ». Observons que l'auteur ne conclut pas à l'origine nucléaire de la kératohyaline. Pour lui, en définitive, l'élaboration de celle-ci serait précédée par « une série de phénomènes cellulaires » en rapport avec l'activité nucléaire, et aboutissant à la formation des grains de la couche muqueuse qui, « en se rapprochant de la périphérie, se transforment et tendent à disparaître en vue d'une formation nouvelle ». En somme, la kératohyaline se formerait aux dépens d'une substance primitivement élaborée au niveau du corps de Malpighi et subissant une série de modifications. Elle serait donc à la fois d'origine nucléaire et cytoplasmatique.

Si maintenant nous voulons résumer les données acquises au cours de cet historique, nous pouvons dire :

1° Que la muqueuse œsophagienne du Cobaye présente un revêtement dont la structure cellulaire n'est pas douteuse (**Papin**), mais dont la nature est diversement interprétée (couche cornée pour **Joris** et **Papin**, stratum semi-corneum pour **Arcangeli**) ;

2° Qu'il existe au-dessous de ce revêtement un certain nombre d'assises cellulaires contenant des granulations de kératohyaline

(**Ranvier, Papin, Arcangeli, Laffont**). Celles-ci se forment soit aux dépens des karyosomes, au niveau du stratum granulosum lui-même (**Arcangeli**), soit aux dépens de granulations primitivement élaborées par des cellules malpighiennes plus profondes et subissant secondairement certaines modifications (**Laffont**).

Caractères généraux ; division en strates. — Sur une coupe

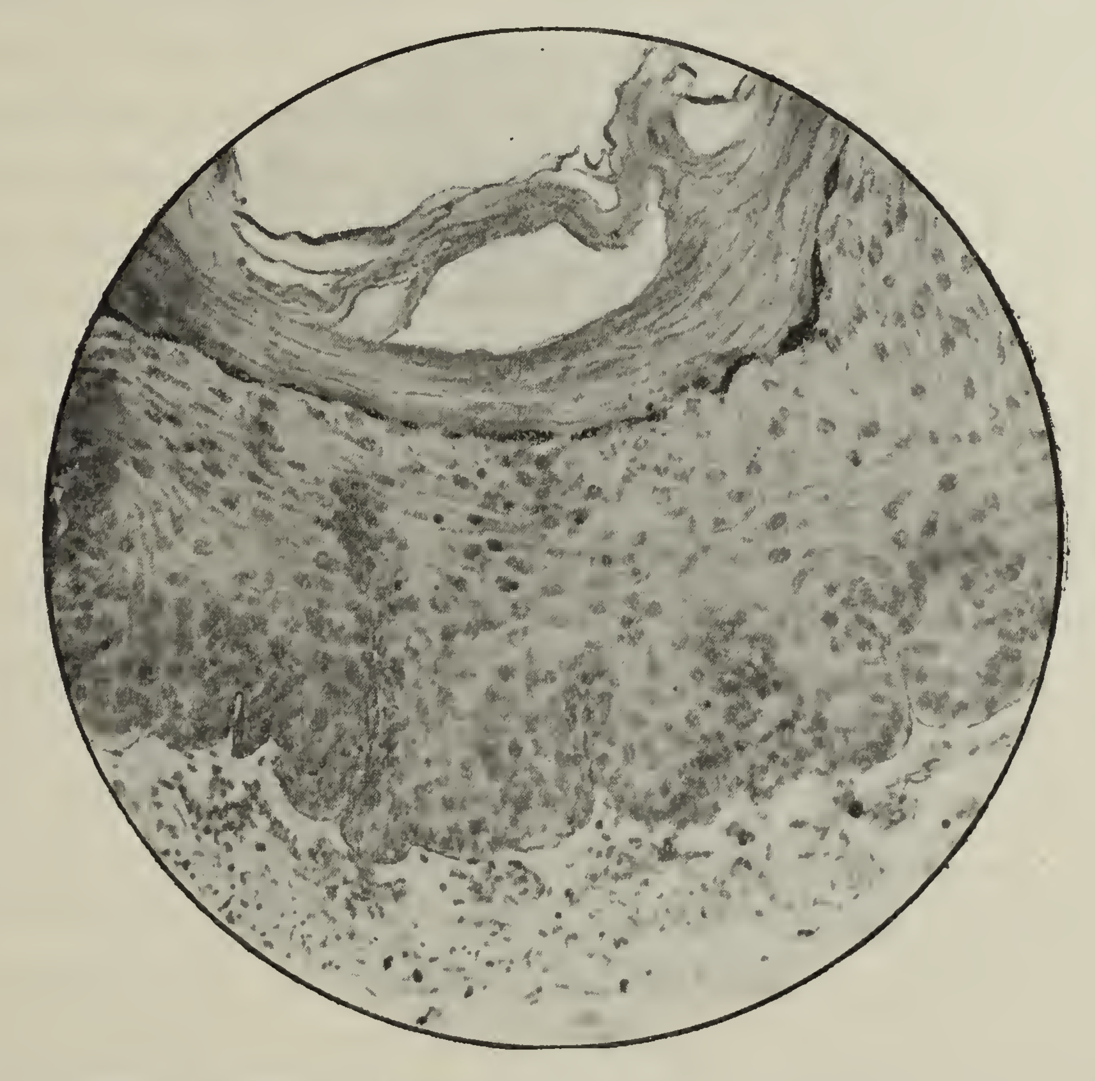


Fig. I. — *Cobaye*. — Partie d'une coupe transversale de l'œsophage. De bas en haut : chorion ; corps muqueux ; couche cornée inférieure réduite à une seule assise discontinue ; couche cornée supérieure. Liquide de Mann, violet de méthylène, ferricyanure de potassium.

transversale totale de l'œsophage, l'épithélium mesure environ 300 à 400 μ dont la couche cornée occupe environ le quart. Celle-ci est relevée d'une vingtaine de crêtes assez hautes, équidistantes, qui ne correspondent nullement à des saillies du corps muqueux et dont la raison d'être semble toute mécanique : la couche cornée, qui compte sur la circonférence autant de cellules que le corps de Malpighi, doit forcément se plisser pour occuper un espace plus central et par conséquent plus restreint. Dans le corps de Malpighi, se trouvent environ trente à quarante papilles, relativement larges, mais peu profondes, à peu près

équidistantes. Cet épithélium, comme tous ceux que nous avons étudiés, est parfaitement dépourvu de glandes même uni-cellulaires.

Une simple coloration à l'hématoxyline permet de différencier de dehors en dedans (Fig. I) : 1° assise germinative et corps muqueux proprement dit (corps de Malpighi); 2° couche granuleuse; une coloration au violet de méthylène permet ensuite de différencier dans la couche cornée : 3° couche cornée inférieure, très réduite et discontinue; 4° couche cornée supérieure.

Assise germinative et corps muqueux. — L'épaisseur de cet ensemble varie du simple au double, selon qu'on se trouve au niveau des papilles dermiques ou des espaces interpapillaires. La couche germinative est formée de cellules à limites assez peu distinctes, pauvres en cytoplasma. Les karyokinèses y sont fréquentes, mais on en rencontre aussi dans les trois ou quatre assises immédiatement supérieures.

Noyaux. — Ce qui frappe immédiatement, c'est la fréquence des noyaux géminés, voire même des noyaux triples. **Pacaut** (1909) a fort bien étudié ces noyaux chez le Cobaye, leur répartition, leur genèse et nous ne pouvons que renvoyer à son travail. Ces noyaux prennent naissance aux dépens d'un noyau primitivement simple par une sorte de mitose avortée, transformée en division directe; les modifications préparatoires de cette amitose peuvent s'observer fréquemment, de telle sorte que les noyaux du corps muqueux semblent présenter tout d'abord une variabilité d'aspect assez singulière.

Les noyaux au stade quiescent (Pl. XII, fig. 1 et 6) sont constitués par une membrane relativement épaisse imprégnée de chromatine et par un délicat réseau également tout entier chromatique, ainsi qu'en témoigne la coloration par un mélange renfermant du vert de méthyle. Les nœuds de ce réseau portent habituellement un karyosome plus ou moins gros. Mais un certain nombre de ces karyosomes, bien plus volumineux que les autres, renferment une grosse masse sphérique qui n'est autre qu'un nucléole. **Pacaut** avait déjà observé le même fait, et ce sont ces complexes de nucléoles et de chromatine que **Arcangeli** décrit comme véritables karyosomes, en spécifiant nettement

qu'ils sont formés de chromatine. Dans le noyau jeune, les nucléoles sont complèment contenus dans le karyosome, et il est probable qu'ils prennent naissance à ses dépens, qu'ils résultent d'une transformation de la chromatine. Mais, plus tard, ils s'accroissent, débordent le karyosome. Il est rare cependant qu'une petite masse de chromatine ne reste pas accolée au nucléole, de telle sorte que ce dernier reste toujours appendu au réseau nucléaire. Ajoutons que cette disposition des nucléoles semble générale dans l'épiderme et nous l'avons retrouvée, décrite plus ou moins nettement ou simplement figurée, dans nombre d'auteurs (voir, par exemple, **Branca**, 1907). Nous-mêmes (**Kollmann**, 1912) nous l'avons trouvée dans les leucocytes des Oiseaux et des Reptiles.

La nature nucléolaire de ces formations ne peut faire le moindre doute. Elles sont en effet ampho-basophiles; elles se colorent donc par les teintures acides et basiques; mais elles montrent une prédominance pour ces dernières; par contre, elles sont toujours moins basophiles que la chromatine; dans un mélange renfermant du vert de méthyle, elles n'absorbent jamais cette couleur. Voici leurs principales réactions.

COLORANT	CHROMATINE	NUCLÉOLE
Pyronine-malachite.	Rouge violacé.	Rouge.
Pyronine-vert de méthyle.	Vert à violacé.	Rouge.
Pyronine-bleu de méthylène.	Bleu à violacé.	Rouge.
Bleu de méthylène-fuchsine.	Rouge.	Bleu à violacé.
Triacide.	Vert.	Rouge.
May-Grünwald.	Bleu.	Bleuâtre à rose.
Giemsa.	Bleu.	Bleu un peu violacé.
Rouge-Congo.		Rouge.
Éosine.		Rose.
Thionine.	Bleu.	Violet.
Unna.	Bleu.	Bleu légèrement violacé.

Les petites différences de teinte sont dues à une différenciation plus ou moins avancée.

Remarquons en passant l'intéressante réaction du bleu d'Unna et surtout de la thionine qui colorent les karyosomes en bleu franc et les nucléoles en violet métachromatique. Le nombre des nucléoles est assez élevé dans chaque noyau. En examinant

dans une coupe un peu épaisse, légèrement colorée, des noyaux dont on peut être sûr qu'aucune partie n'a été emportée par le rasoir on peut compter au moins huit ou neuf nucléoles et parfois jusqu'à douze ou treize (Pl. XII, fig. 1). Nous aurons à rappeler ce fait plus loin. Il semble du reste que les nucléoles augmentent un peu de nombre depuis l'assise germinative jusqu'à l'assise granuleuse.

Enfin, une dernière remarque s'impose. Les nucléoles prennent naissance en un point quelconque du noyau, mais très vite, ils tendent à se porter vers la périphérie et à s'accoler à la face interne de la membrane. C'est la première apparition d'un phénomène qui prendra beaucoup d'importance dans la couche granuleuse.

Chondriome. — On se rappelle que **Laffont** (1910) a considéré les fines granulations des assises profondes du corps de Malpighi comme la forme primitive des grains de kératohyaline. En réalité, il s'agit de mitochondries.

Si on examine une coupe colorée à certaines teintures basiques, Unna, thionine, pyronine, on observe assez facilement ces fines granulations répandues dans *tout* le corps de Malpighi, surtout dans les assises profondes; mais il est impossible d'arriver à une définition nette au moyen d'une fixation et d'une coloration banales : le cytoplasma semble simplement grossièrement granuleux (Pl. XII, fig. 1; *m*); enfin les couleurs acides ne les colorent pas du tout, alors que les grains de kératohyaline différenciés dans la couche granuleuse sont à peu près amphophiles.

Convaincus que nous avions affaire à des mitochondries, nous avons essayé les méthodes spécifiques de **Regaud**, de **Ciaccio** et de **Benda**. Nous avons alors constaté que le corps de Malpighi est tout entier bourré de mitochondries granuleuses ou bacilliformes (Pl. XI, fig. 1 et 2). Il est important d'examiner des préparations à divers états de différenciation.

Dans l'assise germinative et les deux ou trois assises immédiatement supérieures, les cellules sont entièrement remplies de mitochondries fines de 1 μ de diamètre plutôt bacilliformes que sphériques. Souvent, surtout au voisinage du noyau, elles

sont associées en files de quelques éléments : jamais nous n'avons vu de bâtonnnets sinueux et continus ou chondriocontes. Toutes les méthodes nous ont donné à ce point de vue les mêmes résultats, de telle sorte que nous devons admettre que le chondriome de l'œsophage du Cobaye adulte ne se présente jamais autrement que sous la forme de mitochondries. Il faut des préparations très colorées et fortement différenciées pour les mettre en évidence; le nombre des mitochondries contenues dans chaque cellule semble donc très considérable. Elles forment certainement la plus grande partie de la masse cytoplasmique.

Dans ces préparations très différenciées, les couches les plus externes du corps de Malpighi ainsi que la couche granuleuse semblent à peu près ou complètement dépourvues de mitochondries; mais, si on examine des préparations moins différenciées où aucun détail n'est encore visible dans les couches profondes, on constate que les assises superficielles renferment cependant de nombreuses mitochondries. Mais elles sont moins serrées, un peu plus volumineuses et à peu près toujours sphériques (Pl. XI, fig. 2).

La nature chondriomale de ces diverses formations ne peut être contestée, car seules les méthodes spécifiques les mettent nettement en évidence. On les voit parfois après fixation et coloration banales, mais d'une façon inconstante et jamais très nettement.

Le chondriome de la peau de l'Homme a été découvert par **Regaud et Favre** (1910, 1912), qui considèrent comme tel les filaments spiralés de Herxheimer, conclusion parfaitement justifiée, à notre avis, mais qui a cependant été contestée. La discussion de cette question sera mieux placée plus loin au sujet de l'œsophage du Bœuf. Bornons-nous à remarquer pour l'instant que les filaments spiralés manquent dans l'œsophage du Cobaye et que, d'autre part, **Regaud et Favre** (1912) ont montré que le chondriome de la peau humaine peut dans certains cas (tissu ayant subi une légère altération pathologique) se présenter sous forme de chondriocontes légèrement flexueux, d'aspect peut-on dire classique ou même encore — comme chez le Cobaye — sous forme de mitochondries granuleuses.

Graisse. — La graisse épidermique a donné lieu à d'interminables discussions. Il est un fait du moins définitivement établi depuis **Ranvier** (1879) : c'est qu'il existe une graisse épidermique propre, résultant de l'activité des cellules épidermiques elles-mêmes; on avait cru en effet que les globules gras qui se rencontrent dans l'épiderme, provenaient tous de la sécrétion sébacée, voire de la sueur.

Par contre, la répartition de cette graisse dans l'épiderme est discutée. Il est hors de doute qu'elle existe dans la couche cornée, dans le corps de Malpighi : **Unna** (1898) en a observé ou cru observer au moyen d'une technique assez fâcheuse; elle occuperait les espaces inter-cellulaires. Mais, les études plus récentes de cet auteur et de **Golodetz** (1910) ont abouti à des conclusions plus complètes et quelque peu différentes. Il existerait des lipoïdes, cholestérines et éthers de cholestérine, dans toute l'épaisseur de l'épiderme : dans la couche cornée, il existerait en outre des acides gras libres, notamment de l'acide oléique (mélangés sans doute d'éthers). Ces corps gras seraient répandus dans toute l'épaisseur de la couche cornée, sauf dans le stratum intermedium.

Unna et Golodetz ont fait une étude chimique très poussée des graisses de la peau, mais leur étude histologique semble laisser à désirer. Plus récemment, en effet, **Nicolau** (1911) a recherché systématiquement la graisse cutanée, non plus simplement au moyen de l'acide osmique, mais avec l'aide de deux colorants spécifiques, le Scharlach R et le Soudan III. Ses conclusions sont fort nettes; il a constamment trouvé des granulations graisseuses dans l'assise germinative de la peau humaine, et aussi, avec moins d'abondance, dans les assises les plus profondes du corps de Malpighi. Par contre, il affirme que les couches granuleuse, lucide et cornée, n'en contiennent jamais. Nos propres observations sont favorables à la thèse de **Nicolau**. Nous avons examiné des coupes d'œsophage faites à main levée, aussi minces que possible, dans des pièces préalablement fixées au formol à 10 p. 100, et colorées soit au Scharlach R d'après la formule de Herxheimer, soit au Soudan III en solution saturée dans l'alcool à 70°. Les

préparations lavées après coloration spécifique étaient alors rapidement traitées par l'hématoxyline, qui teint les noyaux et différencie plus nettement les inclusions graisseuses.

Dans ces conditions, on trouve toujours des granulations graisseuses dans le corps de Malpighi (Pl. XII, fig. 6). Elles sont abondantes dans les deux ou trois assises supérieures à la couche germinative, plus rares et inconstantes au contraire dans cette dernière. Elles sont de volume un peu inégal sans jamais, semble-t-il, dépasser 2 μ, réparties irrégulièrement dans le corps cellulaire, et plutôt localisées dans le voisinage du noyau. Elles disparaissent complètement à partir de la quatrième ou cinquième assise. Ajoutons que cette graisse est *toujours intra-cellulaire*.

Nous avons donc trouvé de la graisse dans le corps de Malpighi de l'œsophage du Cobaye, comme **Nicolau** en a trouvé dans le corps de Malpighi de la peau du même animal. Quelle est la nature de cette graisse? Il est à peu près impossible de préciser ce point, même au moyen des données du travail de **Fauré-Fremiet, Mayer et Schaeffer** (1910). Toutefois, nous pouvons affirmer qu'il ne s'agit pas d'acide oléique libre, comme **Unna** en a trouvé dans la couche cornée. En effet, d'après les auteurs précédents, ce corps ne se teint pas par le Scharlach, tandis que nos granulations s'y colorent fort bien. Si nous ajoutons d'autre part qu'elles ne semblent pas réduire l'acide osmique, nous pourrons conclure qu'elles ne sont pas constituées par de l'acide oléique ni par tout autre corps gras non saturé. Mais ce sont là les seules précisions qui nous soient permises.

Membrane. — L'acide osmique à 1 p. 100 dessine nettement entre les cellules une mince bande *homogène*, le « ciment intercellulaire » des anciens histologistes. Il est donc probable que les cellules sont entourées d'une mince membrane. L'hématoxyline au fer, après fixation au Zenker ou au Mann, et surtout les méthodes mitochondriales dessinent nettement dans le « ciment » une rangée de granulations sphériques très serrées (Pl. XI, fig. 1 et 2). On sait que les cellules du corps de Malpighi de la peau sont séparées par des espaces intercellulaires

traversés par des ponts ornés en leur centre d'un nodule. Il n'y a pas dans l'œsophage du Cobaye d'espaces intercellulaires et par conséquent pas de ponts véritables; ces derniers semblent uniquement représentés par leur nodule central.

D'autre part, **Regaud** a *parfois* vu les filaments de Herxheimer passer d'une cellule à l'autre, fait qui, semble-t-il, a déjà été observé par **Schridde** (1905). On pourrait donc admettre qu'ils donnent naissance aux ponts intercellulaires. Si donc ces filaments sont de nature chondriomale, il est intéressant de voir les granulations intercellulaires de l'œsophage du Cobaye se colorer comme les mitochondries. Nous n'avons pu définir nettement les vicissitudes par lesquelles passent les mitochondries au moment de la mitose. Notre matériel s'y prêtait fort mal. Peut-être quelques mitochondries se trouvent-elles pincées dans la membrane au moment de sa formation.

Asssise granuleuse (Pl. XII, fig. 1, 2 et 3). — L'assise granuleuse comprend cinq à six couches de cellules qui subissent des modifications importantes.

Le cytoplasma devient plus transparent, car il dégénère peu à peu; les mitochondries existent encore, mais elles sont bien moins nombreuses; elles disparaissent peu à peu, nous n'avons pu définir par quel processus. Les membranes et les nodules enfin deviennent beaucoup moins nets.

Le noyau est le siège des modifications les plus remarquables; le réseau semble se rompre en partie; tout au moins, ses mailles deviennent plus larges; les nucléoles viennent successivement s'accoler à la membrane.

Alors se produit un exode des nucléoles qui traversent la membrane et tombent dans le cytoplasma. Nous avons donc vu ce même phénomène déjà décrit par **Arcangeli**, mais nous l'attribuons aux nucléoles que cet auteur a pris pour des karyosomes.

La réalité de cette émission de parties figurées par le noyau ne peut faire *aucun doute*. On observe des nucléoles accolés à la face *interne* de la membrane (Pl. XII, fig. 2 et 3); on observe aussi d'autres corps *absolument identiques* accolés à la surface *externe* de cette membrane. Nous ne faisons ici allusion qu'à

des observations où nous avons pu voir *nettement* la membrane passer soit en dehors soit en dedans du nucléole. Mais il y a des états intermédiaires. Il n'est pas très difficile de trouver des nucléoles qui sont en quelque sorte *contenus* dans la membrane. Il est impossible de voir cette dernière passer soit en dehors, soit en dedans, même en examinant des nucléoles situés exactement à l'équateur du noyau observé (Pl. XII, fig. 2, *à droite*). Bref, nous avons vu assez de ces exemples pour être affirmatifs, et rien ne nous semble moins contestable que l'émission des nucléoles par les noyaux du corps de Malpighi de l'œsophage du Cobaye.

En ce qui concerne le Rat, nous avons tenu à vérifier qu'il en est de même que chez le Cobaye. C'est ce que nous avons en effet trouvé, et sans insister davantage, nous pouvons nous contenter de renvoyer aux figures 7 et 8 (Pl. XII) qui sont assez démonstratives à cet égard.

Ce phénomène, en somme assez inhabituel, appelle quelques réflexions. Le nucléole semble traverser la membrane sans la percer, ce qui peut paraître singulier. Sans doute se fait-on en général une idée inexacte de la membrane nucléaire. Il n'est pas du tout démontré que cette membrane existe autrement qu'à l'état virtuel, qu'elle ait une épaisseur. La membrane nucléaire n'est que la surface de séparation de deux liquides non miscibles. Quand nous disons que la membrane du noyau du corps de Malpighi est imprégnée de chromatine, il faut simplement entendre qu'une partie de la chromatine du noyau s'est portée à la périphérie. Le nucléole semble dissoudre la chromatine sur son passage, et, après son passage dans le cytoplasma, la surface de séparation du noyau et du corps cellulaire reprend sa forme primitive grâce à la tension superficielle. Il n'y a pas à s'étonner que ce nucléole ne laisse pas après lui d'orifice dans la « membrane ».

Quant à la signification de ce phénomène, elle apparaît avec la plus claire évidence. C'est simplement un processus de dégénérescence. La désintégration du noyau débute par la rupture et l'appauvrissement de son réseau chromatique, et par l'expulsion de ses nucléoles. Nous allons la voir se précipiter très rapidement dans les assises supérieures au stratum granulosum.

Sans doute n'est-ce point la première fois qu'on signale ainsi l'expulsion par le noyau de parties figurées. Rien que de très naturel quand il s'agit de dégénérescence comme dans le cas de l'œsophage du Cobaye; on sait d'ailleurs que les modes de dégénérescence nucléaire sont assez nombreux. Mais il n'est rien qui paraisse plus improbable quand il s'agit de fonctionnement normal (par exemple, Launoy, 1903) et l'exactitude même de ces observations a été très discutée. Nous pensons que, dans certains de ces derniers cas, les auteurs ont dû parfois se trouver en face de phénomènes de dégénérescence méconnus, vu leur aspect inhabituel.

Kératohyaline. — Émigrés dans le cytoplasma, les nucléoles sont devenus grains de kératohyaline (Pl. XII, fig. 1, *c*, fig. 2 et 4). Ils conservent toutes les réactions des nucléoles : notamment celle, si caractéristique, de la thionine mais on sait que, d'après Gavazzeni (1908), la kératohyaline est une substance décidément albuminoïde qui se caractérise par ses réactions amphophiles; c'est précisément le cas des nucléoles émigrés dans le protoplasma de la couche granuleuse. Une dernière objection enfin pourrait être élevée contre l'origine nucléolaire de la kératohyaline; il peut sembler en effet que les grains de kératohyaline sont plus nombreux dans chaque cellule que les nucléoles dans chaque noyau.

En premier lieu il importe de ne pas confondre les mitochondries avec la kératohyaline. Si l'on fait soigneusement le départ et si on se rappelle que les nucléoles sont bien plus nombreux qu'une observation superficielle semble le montrer, l'objection tombe d'elle-même.

Les grains de kératohyaline subissent quelques modifications : ils se gonflent peu à peu et dépassent de deux à trois fois le volume du nucléole primitif. Ceci explique que les grains de kératohyaline soient d'autant plus gros qu'on se rapproche davantage de la couche cornée. En même temps, ils s'aplatissent tangentiellement. Tout cela s'accompagne de la fusion dans la masse du peu de chromatine que le nucléole a emporté avec lui et d'une diminution progressive de la basophilie, habituellement plus accentuée à une extrémité qu'à l'autre (Pl. XII, fig. 2 et 4).

Couche cornée inférieure (Pl. XII, fig. 1 *c* et 5). — L'existence de cette couche est presque virtuelle; du moins elle ne se compose que d'une seule assise discontinue de cellules. Mais à son niveau se passent des modifications essentielles.

Un réactif la démontre admirablement (Fig. I, p. 219). On colore au violet de méthylène en solution aqueuse; on lave largement, puis on plonge dans le ferricyanure de K à 1 p. 100. On différencie fortement à l'alcool. La couche cornée inférieure est seule fortement colorée.

Le cytoplasma semble totalement dégénéré et réduit à une masse amorphe. Mais surtout et pour la première fois, apparaît autour de la cellule une membrane colorable par les réactifs de la kératine. La méthode de Ernst, celle de Rausch ne laissent aucun doute sur la nature de cette membrane.

Les grains de kératohyaline s'aplatissent et deviennent uniformément colorables, mais en conservant la chromatophilie primitive.

Les noyaux se pyknotisent très rapidement et s'aplatissent. Mais surtout, leur chromatine perd rapidement ses caractères propres et prend les mêmes réactions que les grains de kératohyaline; elle devient notamment métachromatique à la thionine et à un moindre degré à l'Unna. Enfin, ce noyau pyknotisé se fragmente, de telle sorte que l'élément ne contient plus qu'un certain nombre de masses ayant les caractères chromatiques de la kératohyaline, mais où on serait fort en peine de définir ce qui revient au noyau et ce qui dérive des grains de kératohyaline.

Ces modifications se produisent d'ailleurs avec une telle rapidité qu'on a quelque peine à en réunir les divers stades successifs.

Couche cornée supérieure (Pl. XII, fig. 1). — Elle est formée de cellules aplaties tangentiellement, en forme d'écailles, non pas réduites à leur membrane, comme on le dit habituellement à tort pour la peau, mais formées d'une membrane assez épaisse et d'un contenu dégénéré. La structure cellulaire de cette couche ne peut faire le moindre doute, ainsi que l'un de nous (**Papin**, 1906) l'a montré. Une simple fixation à l'acide

osmique donne des images analogues à celles de la Figure II et suffisamment démonstratives. La singulière théorie de **Joris** est donc tout à fait inacceptable.

En bloc, la couche cornée donne une réaction positive avec le fer-tanin (coloration bleu noirâtre), avec le tanin-fer (jaune grisâtre), avec le réactif de Millon. Ce dernier lui communique une teinte rouge sang très intense et caractéristique.

La réaction de Ernst est non moins positive, comme l'un de

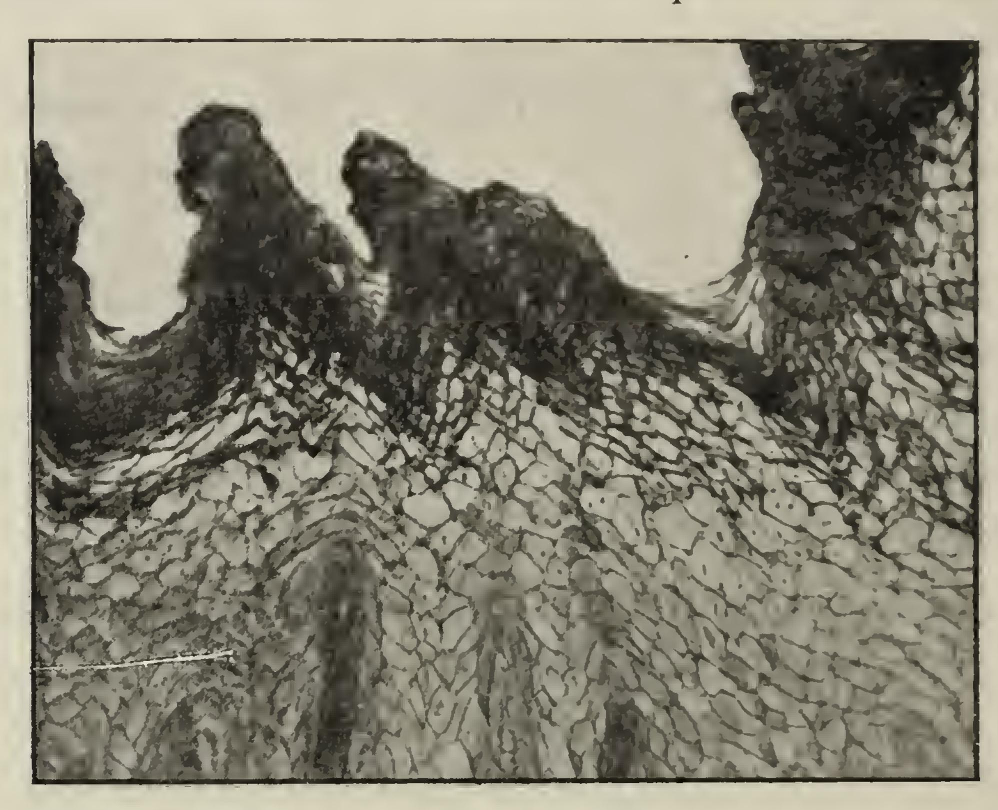


Fig. II. — *Cobaye.* — Œsophage : en bas, corps muqueux reconnaissable à ses noyaux; au-dessus couche cornée, dont la structure cellulaire est nettement visible. Acide osmique à 1 p. 100.

nous l'a déjà montré (1906); enfin la réaction de Rausch donne exactement les mêmes résultats qu'avec le Bœuf.

Membrane. — En coupe transversale, cette membrane, relativement mince, se montre revêtue de nombreuses granulations fines et régulières. En surface, ces granulations déterminent un « relief » absolument semblable à celui qu'on voit chez le Bœuf : la figure 12 (Pl. XII) qui se rapporte à ce dernier animal pourrait parfaitement s'appliquer au Cobaye.

Nous avons répété avec l'œsophage du Cobaye les recherches chimiques et microchimiques qui nous avaient donné de si bons résultats chez le Bœuf. Malheureusement, elles sont fort difficiles en raison de la trop faible quantité de matière sur laquelle on peut opérer. Il faut dans ces conditions remplacer les filtrations par des centrifugations.

Pourtant, on peut facilement constater que l'action successive de $SO^4H^2 + H^2O^2$ et de NH^3 à 1 p. 100 n'altère aucunement les membranes, pas plus dans l'aspect de leur « relief » que dans leurs propriétés chromatiques, du moins dans la limite que nous avons définie pour le Bœuf.

Ici encore, membrane et « relief » sont formés de kératine A. Existait-il dans nos filtrats des albumoses et de la kératine B? C'est possible, mais sûrement en quantité tellement infime que nous n'avons pu les déceler. En tous cas, l'étude des cellules dissociées par l'alcool au 1/3 colorées par le Rausch ne décèle aucun de ces grains rouges ou bleus qui représentent la kératine B et les albumoses.

Contenu cellulaire. — **Arcangeli** décrit des noyaux plus ou moins altérés dans les cellules de la couche cornée supérieure. En fait, il n'existe pas de noyaux; mais les grosses inclusions irrégulières que nous avons vues dans la couche cornée inférieure, et dont il est impossible de dire si elles dérivent du noyau ou des grains de kératohyaline, passent souvent mais non régulièrement dans les cellules cornées sans changer de caractères morphologiques, mais en devenant encore plus acidophiles. Nous pensons que ce sont ces inclusions qu'**Arcangeli** interprète comme des noyaux.

Aucune méthode ne nous a montré des granulations d'albumoses.

Graisse. — Rappelons les divergences des auteurs sur la question de la graisse de la couche cornée. **Ranvier** a depuis longtemps insisté sur le *cadre noir* qui entoure la couche cornée de la peau traitée par l'acide osmique. **Unna et Golodetz** admettent l'existence d'acide gras (acide oléique) et d'éthers d'acides gras dans toute la couche cornée, sauf dans l'infrabasale (*stratum intermedium*). Par contre, **Nicolau**, au moyen du Scharlach et du Soudan, ne peut déceler autre chose qu'une coloration diffuse, surtout accentuée dans les assises les plus externes.

Nous avons nous-mêmes toujours observé cette coloration diffuse de la couche cornée; sans doute, le Scharlach ou le Soudan ne colorent pas uniquement la graisse; mais cette

coloration persiste assez bien après traitement par l'hématoxyline, d'une coupe préalablement colorée au Scharlach, ce qui décolore totalement cytoplasma et noyau. Il est donc possible que cette coloration diffuse soit due à des corps gras non figurés qui imprégneraient la couche cornée tout entière. Mais il existe aussi des granulations graisseuses colorables par le Scharlach et par le Soudan III. Elles sont de volume assez variable, surtout comparativement aux granulations du corps muqueux. Elles sont répandues dans toute l'épaisseur de la couche cornée; mais nous n'avons pu cependant décider nettement de leur présence dans la couche cornée inférieure. Il est souvent fort difficile de préciser leur siège; mais il semble bien cependant que la plupart d'entre elles soient *intracellulaires*; quelques-unes sont sans doute aussi intercellulaires et ce sont les plus variables au point de vue du volume.

L'origine de cette graisse est fort difficile à élucider.

Tout d'abord il est évident qu'elle n'a *aucun rapport* avec la graisse du corps de Malpighi, puisque les assises supérieures du corps muqueux en sont dépourvues. Une partie, la graisse intercellulaire, pourrait être d'origine alimentaire; l'origine sébacée ou sudoripare est naturellement hors de cause ici. Quant à la graisse intracellulaire, on ne peut guère y voir autre chose qu'un produit d'élaboration ou plutôt de désintégration cellulaire.

Quant à la nature de ces corps gras, il est difficile de la préciser. Remarquons toutefois, qu'il ne peut s'agir d'acide oléique libre. En effet, ce dernier ne se teint pas par le Scharlach, et ne prend que faiblement le Soudan (**Fauré-Fremiet Mayer et Schaeffer**, 1910). Pour la même raison, il ne peut s'agir de cholestérine ni d'éthers de cholestérine (**Unna** a trouvé de la cholestérine dans toute la hauteur de l'épiderme). Outre que la réaction de la cholestérine ne nous a donné aucun résultat, ce corps pas plus que ses éthers (du moins l'oléate) ne se teignent pas par les colorants habituels des graisses (**Fauré-Fremiet**, etc., 1910).

CHAPITRE III

ŒSOPHAGE DU BŒUF

Nous avons étudié complètement la structure de l'œsophage du Bœuf au moyen des mêmes méthodes que pour le Cobaye.

Caractères généraux; division de l'épithélium. — L'aspect même de la surface interne de la muqueuse indique qu'on a affaire à un épithélium corné : au toucher, en effet, elle se montre résistante et donne une sensation tout à fait différente de celle d'un épithélium, simplement pavimenteux stratifié. D'ailleurs, les traités d'anatomie vétérinaire même anciens parlent tous du revêtement corné de l'œsophage du Bœuf, et nous retrouvons le même fait mentionné dans le traité d'**Oppel.**

Cet épithélium mesure en moyenne 1 mm. d'épaisseur dont la couche cornée occupe environ le quart (Fig. III). A l'inverse du Cobaye, les papilles y sont fort nombreuses, étroites, assez serrées et assez longues pour qu'au niveau de leur sommet l'épaisseur de l'épithélium soit réduite de moitié. Il est à remarquer que les nombreux plis fins et bas dont est ornée la face interne de la muqueuse n'ont aucun rapport avec les papilles. Mais, ce qui distingue nettement l'épithélium du Bœuf de celui du Cobaye, c'est l'absence de limite nette entre la couche cornée et le corps de Malpighi, d'autant plus accentuée que les noyaux persistent, à peine modifiés, jusque dans les cellules les plus superficielles. Nous pouvons cependant distinguer dans cet épithélium les strates suivantes : 1° couche germinative et corps muqueux; 2° couche cornée inférieure; 3° couche cornée supérieure (Fig. III). A un faible grossissement, la couche cornée inférieure se distingue nettement par l'aspect transparent de ses cellules dont le cytoplasma est en grande partie dégénéré et dont les membranes tangentielles ne sont pas encore aplaties l'une sur l'autre. Une étude plus complète montre que cette zone fait partie de la couche cornée.

Couche germinative et corps muqueux. — L'épaisseur du

corps muqueux est très variable, maxima au niveau des bourgeons interpapillaires où il compte 10-12 strates, minima au sommet des papilles où il est réduit à une ou deux épaisseurs de cellules. A l'inverse de ce que nous avons vu chez le Cobaye, les mitoses semblent peu nombreuses au moins dans

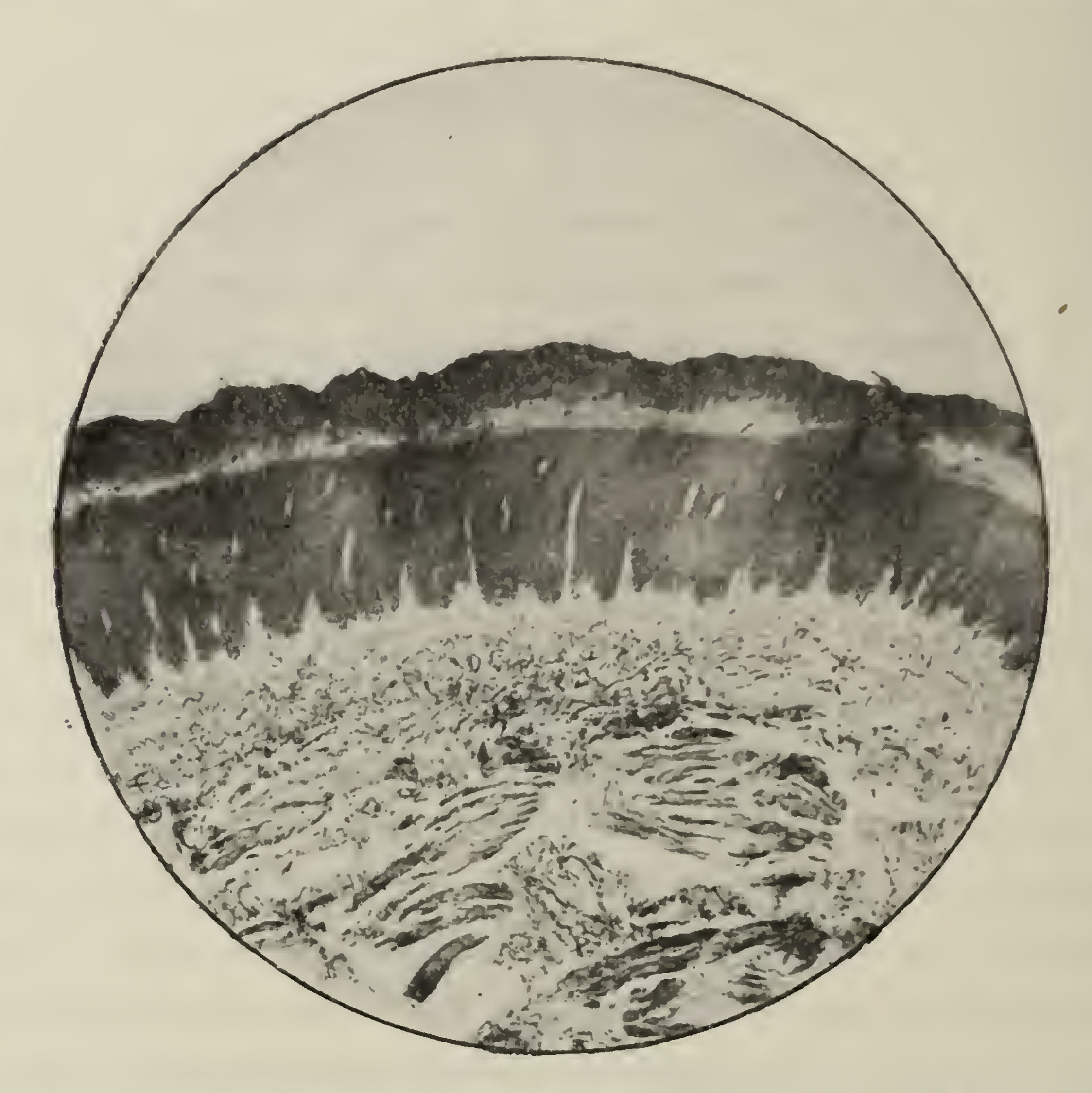


Fig. III. — *Bœuf.* — Œsophage, coupe transversale; l'épithélium est légèrement recourbé en dehors; de bas en haut l'épithélium montre : le corps muqueux avec ses nombreuses papilles; la couche cornée inférieure, transparente; la couche cornée supérieure. Liquide de Mann, pyronine-vert de méthyle.

les œsophages examinés; elles se rencontrent surtout dans la couche basale (germinative), mais peuvent aussi se montrer plus haut. De même, les noyaux géminés, si généralement répandus chez le Cobaye, ne se montrent ici que très exceptionnellement. Il en résulte que les types nucléaires sont beaucoup moins variés puisque manquent complètement toutes ces formes préparatoires à l'amitose étudiées par **Pacaut**. D'ailleurs, il semble que les noyaux acquièrent ici beaucoup plus vite que chez le Cobaye leur type définitif. Ceux de la couche germinative, au repos, ne diffèrent pas sensiblement de ceux du sommet, sous le rapport du nombre des nucléoles.

Ces noyaux sont constitués par une membrane mince qui se colore nettement par le vert de méthyle et qui est donc imprégnée de chromatine. Un fin et délicat réseau remplit la cavité nucléaire; mais ce réseau est plus ténu encore et à mailles plus larges que chez le Cobaye, de telle sorte qu'on peut se demander parfois s'il existe réellement. Il semble cependant plus vert et plus serré dans les noyaux des couches profondes. La principale différence avec le Cobaye semble surtout consister dans une distribution moins uniforme de la chromatine sur le réseau de linine. Chez le Bœuf, en effet, cette substance est surtout localisée près des nœuds.

Les nœuds du réseau sont épaissis en petits karyosomes formés de nucléine colorable au vert de méthyle. Mais un certain nombre de ces nœuds portent des masses plus volumineuses qui renferment comme chez le Cobaye un nucléole. Chaque nucléole est une masse sphérique *contenue* dans une atmosphère de chromatine. La nature nucléolaire de cette formation résulte de ses affinités amphophiles; tandis que le gros karyosome périnucléolaire se colore par le vert de méthyle, le nucléole n'absorbe jamais cette teinture; par contre, il prend le bleu d'Unna, la pyronine du mélange pyronine-vert lumière, le vert malachite du mélange malachite-pyronine, la fuchsine acide du triacide, etc. Les réactions sont les mêmes que pour le Cobaye. Ces nucléoles semblent prendre naissance *dans* le karyosome, aux dépens duquel ils s'accroissent probablement : au début ils sont entourés par lui; mais au stade définitif ils le dépassent beaucoup en volume, de telle sorte que le karyosome ne consiste plus qu'en une petite sphère, ou en un croissant de chromatine pure accolée au nucléole proprement dit.

Le nombre de ces nucléoles est d'ailleurs élevé. Il ne semble jamais inférieur à 7-8 et peut atteindre 12-15. Il convient de remarquer que les cellules de la couche basale au repos contiennent à peu près autant de nucléoles que les cellules plus âgées, bien que, cependant, la quantité de chromatine colorable par le vert de méthyle semble plus grande dans les cellules jeunes. Enfin, ils sont toujours plongés dans le suc nucléaire des cellules de la couche basale, tandis que dans les strates supérieures un

certain nombre d'entre eux s'accolent à la membrane. Cet accolement n'a d'ailleurs pas le caractère de généralité qu'on lui trouve chez le Cobaye.

Membrane et ponts d'union. — Divers auteurs ont décrit une membrane dans le corps de Malpighi de la peau. Branca (1907), par exemple, chez les Oiseaux considère comme tel un trait colorable par les teintures basiques qui limite la cellule. Aucune des méthodes variées que nous avons employées ne nous a montré de zone périphérique différenciée, si mince soit-elle. Cependant, il existe, comme nous allons le voir, des ponts d'union qui relient les cellules entre elles (Pl. XI, fig. 4 et 5; Pl. XII, fig. 9 et 10). Si on met au point une cellule située dans l'épaisseur d'une coupe microscopique relativement épaisse et qu'on examine sa paroi, on voit se dessiner un fin réseau assez régulier, dont les mailles correspondent plus que vraisemblablement à la coupe optique des ponts d'union. Il y a donc une différenciation pariétale du corps cellulaire; mais s'il existe une couche périphérique différenciée elle est si mince que, sur les coupes, il est impossible de l'apercevoir.

J'ajouterai que les images de cette paroi vue en surface sont si semblables à celles des membranes des cellules cornées que nous nous sommes demandé s'il n'existerait pas une membrane très mince formée de kératine ou d'une substance voisine incolorable. Nous avons donc dissocié des cellules du corps muqueux inférieur et nous les avons traitées par l'eau oxygénée + SO^4H^2, puis par l'ammoniaque. Les cellules furent entièrement dissoutes, et du liquide centrifugé nous n'avons rien pu isoler rappelant l'apparence de la paroi des cellules du corps muqueux inférieur.

Enfin, les éléments sont reliés par des ponts d'union. Ces derniers sont des filaments de 2 μ de longueur en moyenne, jetés d'une cellule à l'autre à travers un espace intercellulaire. Rappelons que cet espace intercellulaire était tout à fait absent chez le Cobaye. Par contre, les séries de nodules qui séparent les cellules et représentaient les ponts d'union sont ici fort bien développés. Les ponts semblent limités à leur portion extracellulaire, car aucune méthode ne nous les a montrés se pro-

longeant dans le corps cellulaire. La question sera cependant discutée à nouveau plus loin. Ajoutons enfin que les espaces intercellulaires sont peu apparents (absents?) dans la couche germinative, qu'ils deviennent plus apparents un peu plus haut, et que dans les couches supérieures ils tendent à se rétrécir un peu.

Chondriome. — Une simple coloration à l'Unna après fixation par le mélange de Zenker montre souvent dans les cellules du corps muqueux inférieur, mais d'une manière plus ou moins confuse, des granulations ou des bâtonnets, parfois des filaments irréguliers. La coloration des mêmes pièces aux mélanges renfermant de la pyronine (pyronine-vert lumière, pyronine-malachite, pyronine-bleu de méthylène) démontre également les mêmes granulations, mais guère plus nettement que l'Unna (Pl. XII, fig. 9 et 10). Encore ici, les méthodes spécifiques des mitochondries (**Regaud**, **Ciaccio**, **Benda**) permettent de définir nettement ces détails de structure. Nous avons même obtenu de bons résultats au moyen d'une simple fixation au formol à 10 p. 100 suivie de chromisation pendant 15 jours dans le bichromate à 3 p. 100, et coloration à l'hématoxyline au fer. Mais ici, plus encore qu'ailleurs, il est essentiel d'examiner des préparations à divers états de différenciation.

Dans des préparations très fortement colorées et bien différenciées, on met en évidence dans l'assise germinative et dans les deux ou trois assises sus-jacentes des filaments flexueux, enroulés en spirale assez serrée, intensément colorés en noir d'encre et semblant homogènes dans toute leur étendue. Il n'y a aucun doute que ces formations ne soient identiques aux filaments de Herxheimer dont elles ont toute l'apparence et qu'elles représentent en même temps le chondriome, car seules les méthodes spécifiques les mettent *bien* en évidence. Il est vrai que c'est là un chondriome d'allure anormale. Mais, examinons une préparation moins fortement différenciée; alors, les cellules les plus profondes sont encore empâtées par le colorant et aucun détail n'y est visible. Mais, par contre, les assises supérieures du corps de Malpighi se montrent très bourrées de mitochondries bacilliformes ou sphériques, tandis

que dans une préparation intermédiaire entre les deux précédentes on pourrait voir à la fois les filaments de Herxheimer et les mitochondries granuleuses (Pl. XI, fig. 3). On a souvent l'impression que certains de ces filaments hélicoïdaux se segmentent à leur extrémité en courts bâtonnets. En un mot, on croit voir les filaments de Herxheimer se résoudre en mitochondries. La figure 4 (Pl. XI) représente précisément une cellule où ce phénomène se voit avec une exceptionnelle netteté ; des images de ce genre ne laissent place à aucun doute.

Et d'ailleurs, si **Regaud et Favre** (1912), qui assimilent ces filaments spiralés au chondriome, ont constaté que ce chondriome peut, dans un même objet (peau humaine), se présenter suivant les conditions avec des aspects très différents, nous-mêmes, dans l'œsophage du Bœuf, nous l'avons vu varier dans des circonstances purement accidentelles.

C'est ainsi qu'une préparation pas trop fortement colorée et différenciée avec précaution ne montre plus guère que des filaments plus ou moins discontinus. Mais surtout, dans des pièces qui s'étaient contractées à la fixation, l'épithélium en dehors, et où les cellules étaient assez fortement étirées dans le sens radial, les filaments se présentaient, non plus sous la forme d'une hélice régulière, mais sous celle d'un simple bâtonnet flexueux. Des préparations de ces pièces très fortement colorées mais très peu différenciées montraient des filaments continus : des préparations traitées plus légèrement ne laissaient plus voir que des bâtonnets très courts associés en files assez longues.

Il n'y a aucun doute : les filaments de Herxheimer sont de nature chondriomale.

Rappelons qu'on ne trouve ces filaments que dans les trois ou quatre assises les plus profondes; dans la partie moyenne du corps muqueux, il n'y a jamais que des mitochondries bacilliformes ou granuleuses (Pl. XI, fig. 5); le sectionnement des filaments est donc la règle. Enfin, dans les assises les plus superficielles, les mitochondries semblent subir une modification plus profonde. Elles s'arrondissent définitivement, se gonflent quelque peu et ne se colorent plus si fortement. L'héma-

toxyline au fer les teinte en noir brunâtre au lieu du noir franc habituel.

Le corps muqueux de l'œsophage du Bœuf renferme donc un chondriome d'abord filamenteux, puis granuleux. Les chondriocontes sont, conformément à l'opinion de **Regaud et Favre**, identifiables aux filaments spiralés de Herxheimer. **Firket** (1911) a bien objecté que ces filaments ne peuvent être de nature chondriomale, parce que les diverses méthodes non spécifiques permettent de les apercevoir. **Regaud et Favre** ont objecté avec juste raison que les filaments basaux du rein, chondriome très authentique cependant, sont également dans ce cas. On les aperçoit même sans coloration ! Le fait que **Firket** a vu chez les Oiseaux des bâtonnets intercalés entre les filaments spiralés bâtonnets qu'il considère comme représentant le vrai chondriome ne vient même pas à l'encontre de notre manière de voir, car c'est le propre même des filaments de se fractionnner tôt ou tard.

Ce point étant acquis, une autre question se présente. **Regaud et Favre** pensent que les filaments de Herxheimer, par conséquent le chondriome, sont l'origine du système de filaments protoplasmiques du corps muqueux. **Firket** adopte la même opinion, l'origine mitochondriale des filaments épidermiques, à ceci près que les filaments de Herxheimer sont considérés comme étrangers au chondriome. En ce qui concerne l'œsophage du Bœuf ces questions ne se posent pas car il n'y a pas de filaments protoplasmiques.

Mais il y a des ponts intercellulaires, et **Regaud et Favre** ont vu *quelquefois* les filaments de Herxheimer passer d'une cellule à l'autre. Faut-il donc admettre qu'ils dérivent du chondriome? Nous aussi nous avons fait plusieurs fois cette même observation. D'ailleurs, antérieurement, **Schridde** (1905) en employant une méthode analogue à celle de **Regaud** avait vu des filaments flexueux et noté leur passage d'une cellule à l'autre. Rappelons que chez le Cobaye les ponts d'union sont réduits à leur épaississement central qui se colore comme les mitochondries; d'ailleurs, chez le Bœuf lui-même les épaississements retiennent aussi l'hématoxyline au fer après la fixation de Regaud dans les

préparations qui ne sont pas trop différenciées. Il ne semble donc pas tout à fait impossible que les ponts d'union dérivent du chondriome. Ils pourraient être formés par des chodriocontes orientés, au moment de la division, parallèlement au fuseau et qui auraient plus ou moins complètement perdu leurs réactions spécifiques dans la portion intercellulaire. On objectera que nous n'avons pas vu la continuité des ponts et des chondriocontes. Sans doute, et si nous avions fait cette observation, la question serait résolue. Mais il faut remarquer que, au moment où la différenciation d'une préparation est suffisante pour que les ponts soient nettement définis, la cellule ne forme encore qu'une masse opaque où aucun détail n'est visible. Il faudrait trouver une technique plus favorable.

Couche cornée inférieure (Pl. XII, fig. 11). — Cette couche, qui comprend quatre à cinq assises tout au plus, se distingue assez nettement en raison de la translucidité du cytoplasma de ses cellules.

Le noyau est déjà quelque peu en voie de modification. Son réseau est partiellement fragmenté; ses nucléoles sont plus fréquemment collés à la face interne de la membrane; mais, ici, les nucléoles ne sont pas expulsés du noyau comme chez le Cobaye. Nous croyons pouvoir affirmer qu'il en est bien ainsi après des observations très soigneuses, rendues assez difficiles par la petitesse de ces formations.

Nous avons longtemps hésité avant de nous prononcer. En effet, le cytoplasma complètement dégénéré, et devenu tout à fait transparent, renferme un assez grand nombre de granulations sphériques de l'ordre de grandeur des nucléoles qu'on pourrait prendre pour des grains de kératohyaline. Mais ce n'est point là de la kératohyaline. Ces granulations ne se voient bien qu'avec la pyronine, l'Unna et la thionine; l'hémalun qui colore habituellement si bien la kératohyaline ne les colore pas du tout ou très peu. Enfin, elles sont beaucoup plus nombreuses que les nucléoles. En réalité, ces granulations ne sont que des mitochondries, en tout semblables comme nombre et aspect à celles que renferment les cellules immédiatement sous-jacentes du corps muqueux (Pl. XI, fig. 6). Les méthodes de **Regaud** et de

Ciaccio ne laissent absolument aucun doute. Les mitochondries sont plus apparentes dans cette couche cornée inférieure que dans le corps de Malpighi après coloration banale ; cela tient à la dégénérescence du protoplasma qui, devenu complètement transparent, ne les masque plus.

Enfin, les espaces intercellulaires ont totalement disparu. Entre les cellules on peut alors colorer une membrane encore assez mince et dont la nature chimique est tout à fait évidente. C'est de la kératine. En effet, elle se colore par le Rausch en rouge violacé, par la méthode de Ernst en violet, en vert dans la pyronine-malachite, en rouge dans la pyronine-vert de méthyle, en noir bleuâtre par la méthode du fer-tanin. Comme d'autre part elle n'est aucunement attaquée par $SO^4H^2 + H^2O^2$ suivi de NH^3 à 1 p. 100 (essais sur coupes au formol) nous en concluons que cette membrane est formée de kératine A.

Ajoutons enfin que la face interne de cette membrane semble ornée de très fines granulations colorables par le Rausch, mais d'une si extrême ténuité qu'on peut à peine les distinguer.

Couche cornée supérieure (Pl. XI, fig. 7, Pl. XII, fig. 12 et 13). — Son épaisseur n'est jamais très considérable, mais elle est cependant formée d'un grand nombre de cellules aplaties tangentiellement et tassées les unes sur les autres ; toutes possèdent un noyau partiellement dégénéré.

Examinons d'abord ce dernier. En surface, il se présente sous la forme d'un disque renfermant un réseau chromatique à mailles épaisses, assez serrées ; parfois mais rarement, ce noyau est entièrement compact. Il n'y a plus trace de nucléoles. Leur substance s'est sans doute diffusée dans la totalité du noyau car la chromatine, tout en conservant ses caractères de basophilie et de cyanophilie (vert de méthyle) habituels présente seulement une affinité un peu anormale pour la pyronine (pyronine-vert lumière). En somme, le noyau est pyknotisé partiellement; les nucléoles se sont diffusés dans la masse. Jamais ce noyau ne disparaît.

Nous sommes loin, comme on voit, de la dégénérescence des noyaux de l'œsophage du Cobaye. Le cytoplasma est réduit à une masse amorphe difficile à étudier. Pourtant, la coloration

par le Rausch de cellules dissociées montre dans certaines préparations des grains bleus plus volumineux que ceux de kératine A manifestement situés dans la cellule. Si on s'en rapporte aux observations de **Judin** et **Bergmann**, il semble que nous soyons en présence de granulations d'albumoses. Nous avons toujours éprouvé une certaine difficulté à réussir des préparations mettant bien ces granulations en évidence. Les auteurs précédents ne font aucune mention de ces difficultés spéciales. Nous n'avons jamais pu les voir sur les coupes, aussi nous ne conclurons qu'avec doute à la présence d'albumoses *sous forme figurée* dans les cellules cornées de l'œsophage du Bœuf.

Mais ce contenu cellulaire renferme autre chose. Les méthodes mitochondriales y démontrent la présence de mitochondries, comme nous en avions déjà trouvé dans la couche cornée inférieure (Pl. XI, fig. 7). Elles sont beaucoup moins nombreuses, mais ne diffèrent pas par ailleurs. Il n'y a pas lieu croyons-nous d'assimiler ces mitochondries aux grains (d'albumoses?) colorables par le Rausch. Il y a entre ces deux formations une certaine différence de volume. La simple coloration banale au vert de méthyle-pyronine qui démontrait si bien les mitochondries dans la couche cornée inférieure, ne les met pas en évidence dans la supérieure, vraisemblablement en raison de l'épaisseur des membranes.

Cette membrane (Pl. XII, fig. 12 et 13) enfin est formée, comme nous le savons, de kératine A et comprend une membrane proprement dite et des granulations plus fortement colorables faisant saillie sur sa face interne. Ce « relief » dont les éléments ne mesurent guère plus d'un μ est très régulier. On est frappé en l'examinant de sa ressemblance avec la zone limitante des cellules du corps de Malpighi. Les granulations de kératine tiennent la place des ponts d'union, si bien que nous pensons que ce sont ces ponts d'union eux-mêmes, ou si on préfère leurs racines intracytoplasmiques, qui se sont kératinisés. Rien d'ailleurs de moins étonnant. On décrit normalement dans la peau le tassement des fibrilles intracellulaires le long de la membrane, et leur kératinisation corrélative. Sans doute forment-elles finalement les grains de kératine B.

Enfin, il existe également de la graisse dans les cellules cornées de l'œsophage du Bœuf. Ici on ne parvient à la colorer qu'au moyen du Soudan. Le Scharlach ne donne rien. Elle se présente sous forme de granulations contenues dans les cellules, d'un diamètre assez uniforme; quelques rares globules répandus dans des espaces intercellulaires sont d'un diamètre bien plus variable, généralement plus grand et sont très faiblement colorable par le Scharlach. La colorabilité par le Soudan est favorable à l'idée qu'il pourrait s'agir d'acide oléique sans cependant être démonstrative en ce sens.

Ici encore se pose la question des relations possibles, de l'identité peut-être, de ces globules de graisse avec les formations « mitochondriales ». Nous avouerons n'être arrivé à aucune solution certaine. Cependant, il convient de remarquer que la modification d'apparence des mitochondries du corps de Malpighi se produit dans les deux ou trois assises sous-jacentes à la couche cornée inférieure; elle est acquise dans cette couche. Or les colorants des substances grasses ne décèlent rien au-dessous de cette couche cornée inférieure.

CHAPITRE IV

ŒSOPHAGE DE QUELQUES AUTRES MAMMIFÈRES

Lemur varius. — Comme nous l'avons exposé au début, les difficultés d'interprétation que nous avait offert l'œsophage de *Lemur varius*, ont été l'origine de ce travail. Nous n'avons pu nous procurer de matériel nouveau, mais les faits démontrés dans les pages précédentes nous permettent d'interpréter nos anciennes préparations avec plus de certitude. Tout d'abord, la nature cornée du revêtement œsophagien du Lémur ne peut faire aucun doute. L'assise superficielle se colore en rouge par le réactif de Millon (pièces conservées dans le formol), et en bleu noirâtre par le fer-tanin; la réaction du tanin-fer est également positive (même fixation).

Sur coupes ou sur cellules dissociées dans l'alcool au tiers

(pièces conservées dans l'alcool à 90°), il est facile d'obtenir les réactions de Gram et de Rausch, dans les mêmes conditions que pour le Bœuf et le Cobaye. Tout ce que nous avons dit au sujet de ces deux types s'applique intégralement ici. Bien entendu, l'absence de matériel nous a empêchés de rechercher la kératine par voie chimique.

Dans l'ensemble, le *Lemur* rappelle le Bœuf bien plus que le Cobaye. L'épithélium est proportionnellement moins épais. La couche cornée fait suite au corps de Malpighi par transitions insensibles, sans cette discontinuité si caractéristique du Cobaye. Les noyaux du corps de Malpighi ont une structure qui est identique à celle que nous avons déjà trouvée. Ils renferment un réseau chromatique très délicat, mais à mailles bien plus serrées et des nucléoles, souvent entourés d'une atmosphère chromatique, manifestement logés dans les nœuds du réseau. Ces nucléoles sont toujours peu nombreux; ils ne dépassent jamais quatre. Par contre, ils sont relativement très volumineux comme chez le Rat. Les noyaux géminés sont très fréquents.

Le cytoplasme est rempli dans presque toute la hauteur du corps muqueux de granulations nombreuses très serrées, assez fines qui se colorent plus ou moins nettement par l'Unna, la thionine, la pyronine (pyronine-vert de méthyle), après fixation au Zenker, mais qui restent toujours confuses en raison de leur grand nombre et de leur coloration assez diffuse. Si on se reporte à ce que nous avons dit plus haut, il n'y aucun doute que nous ayons affaire à des mitochondries. Malheureusement, l'absence de matériel frais nous a empêchés de les caractériser nettement par les méthodes spécifiques.

Tout au début, égarés aussi par le travail erroné de Laffont (1909), nous avions pris ces granulations pour de la kératohyaline. Il n'en est certainement rien. La kératohyaline manque chez *Lemur varius* tout autant que chez le Bœuf, et cela est à rapprocher de l'absence d'expulsion des nucléoles.

Le noyau de la cellule qui se kératinise dégénère quelque peu. Comme chez le Bœuf, ses nucléoles et son réseau chromatique se fusionnent, le noyau devient partiellement pyknotique

et s'aplatit; mais il ne disparaît jamais et on le retrouve dans les éléments les plus superficiels.

Quant à la membrane kératinisée, elle montre comme d'ordinaire un très net « relief » formé de granulations fines, sphériques, régulièrement disposées, prenant assez bien le Gram et le Rausch.

Nous pouvons donc répondre à la question que nous n'avions résolue que sous bénéfice d'inventaire dans notre précédent travail (1914). L'épithélium pharyngo-œsophagien des Lémuriens est un épithélium corné.

Mouton, Lapin, Chat, Renard. — Tous se rapprochent du Bœuf et du Lémur par la continuité du corps de Malpighi et de la couche cornée. Les noyaux présentent chez tous la même structure et la même évolution. Nulle part, on ne trouve de kératohyaline. Enfin, chez le Mouton et le Lapin il nous a semblé qu'il existait des mitochondries; nous ne les avons pas recherchés spécialement, mais l'Unna, la thionine, la pyronine colorent diffusement dans le cytoplasma des sortes de granulations qui n'apparaissent pas nettement en raison de leur grand nombre, exactement comme il en est des mitochondries du Cobaye et du Bœuf.

Mais ce qui nous intéressait essentiellement c'était la nature réelle de la couche cornée.

La recherche par voie chimique de la kératine pratiquée sur le Chat et le Renard ne nous a donné aucun résultat.

Cependant, la réaction de Millon est positive dans tous les cas.

Nous avons donc essayé le Gram (d'après **Ernst**) et le Rausch. Sur les cellules dissociées dans l'alcool au tiers ces réactions sont positives et démontrent comme chez le Bœuf et le Cobaye et le Lémur un « relief » très net. Enfin, le fer-tanin donne également une réaction positive, sauf en ce qui concerne le Chat où la coloration est toujours faible. Il y a donc une discordance entre les réactions purement chimiques et les réactions chromatiques. Eliminons la réaction de Millon : d'après les remarques faites plus haut, nous la considérons comme caractéristique de la cellule cornée intacte plutôt que de la kératine elle-même.

Mais il ne semble pas en être ainsi de la réaction du fer-tanin.

Nous pensons donc que les épithéliums du Chat et du Renard sont réellement kératinés quoique très faiblement; la quantité de kératine qui imprègne la membrane est sans doute trop faible et a dû disparaître avec les pertes, dans la recherche par voie chimique.

Et cependant le « relief » de tous ces éléments ne diffère *en rien* de celui des cellules cornées de l'œsophage du Cobaye ou du Bœuf. Nous aurions donc tendance à admettre que cette structure spéciale n'est pas tant caractéristique des cellules cornées que des épithéliums stratifiés pavimenteux; le « relief » n'est du reste qu'une conséquence de l'existence dans la partie vivante de ces épithéliums, c'est-à-dire dans le corps de Malpighi, de ponts intercellulaires. Enfin, de même que l'œsophage du Cobaye est certainement moins fortement kératinisé que la peau du même animal, de même, il existerait entre les revêtements œsophagiens des divers animaux de larges variations dans le degré de kératinisation. Le Cobaye et le Rat sont fortement kératinisés; à l'autre bout de la série, le Chat ne l'est pour ainsi dire pas.

Et on pourrait même se demander si la kératinisation ne fait pas partie du mode de dégénérescence normal des épithéliums pavimenteux stratifiés.

A ce sujet, nous ne pouvons nous dispenser de rappeler brièvement les faits de leucoplasie bien connus en anatomie pathologique. Dans certaines conditions, des épithéliums stratifiés pavimenteux normalement non kératinisés (ou considérés comme tels) se transforment en épithéliums kératinisés et se recouvrent d'une couche cornée plus ou moins épaisse (bouche, vagin, urèthre, etc.). Si nous nous en référons aux classiques (**Cornil et Ranvier**, *Traité d'anatomie pathologique*), il n'y a entre l'épithélium normal et l'épithélium leucoplasié que de relativement faibles différences; les papilles sont hyperthrophiées, le stratum granulosum est très épais : le stratum corneum est également très développé. **Pettit** (1904) signale un exemple de leucoplasie vaginale chez *Cercocebus mona* où il remarque également l'irrégularité des papilles, l'hypertrophie de la couche à éléidine

[kératoyaline] et le développement exagéré du stratum corneum.

Bref il n'y a entre les épithéliums normaux et les épithéliums leucoplasiés qu'une *différence de degré*. Il est clair que ces faits viennent à l'appui de notre hypothèse qu'une kératinisation plus ou moins avancée est caractéristique du mode de dégénérescence particulier des épithéliums pavimenteux stratifiés.

TROISIÈME PARTIE

RÉSUMÉ GÉNÉRAL ET CONCLUSIONS

Il nous faut maintenant reprendre rapidement les choses d'un point de vue général et, en résumant synthétiquement les données établies dans les pages précédentes, en dégager les conclusions les plus essentielles.

I. **Les épithéliums œsophagiens kératinisés**. — Certains épithéliums œsophagiens sont kératinisés. Il n'y a aucun doute en ce qui concerne le Bœuf et le Cobaye dont nous avons extrait la kératine par des procédés purement chimiques imités de ceux de **Unna et Golodetz**. D'autre part, nous avons pu vérifier sur ces deux types les réactions caractéristiques de Millon, de Gram (**Ernst**), de Rausch, du fer-tanin et du tanin-fer. Il est à noter que les cellules cornées de l'œsophage ne contiennent que de la kératine A (qui forme la membrane), point du tout de kératine B et que la présence d'albumoses dans le contenu cellulaire dégénéré est à peu près certaine. Il est à remarquer que les cellules cornées en question présentent un « relief » parfaitement net, constitué par des granulations proéminant dans la cavité cellulaire. Mais, à l'inverse de ce que **Unna** et ses élèves ont démontré pour la peau humaine, ce relief est formé de *kératine A* et non de kératine B.

Le *Lemur varius*, le Mouton, le Lapin, le Chat et le Renard nous ont donné également les réactions microchimiques caractéristiques de la kératine. La réaction de Millon se produit partout avec la même netteté, tandis que celle du fer-tanin est beaucoup moins caractéristique chez le Renard et surtout chez le Chat.

La recherche de la kératine par voie chimique a été négative chez ces deux derniers animaux ; sans doute, n'est-elle contenue dans la membrane qu'en très faible proportion. Nous avons pensé pouvoir en conclure qu'il y a tous les passages entre des épithéliums œsophagiens fortement kératinisés et d'autres faiblement ou non kératinisés ; et, en raison de l'identité de structure des cellules cornées dans tous les cas, nous avons été amenés à l'hypothèse que la kératine est une substance qui se produit *normalement*, en plus ou moins grande quantité, dans tous les épithéliums stratifiés pavimenteux. Nous ne pouvons que renvoyer à ce que nous avons dit sur ce sujet au chapitre précédent.

II. **Deux types d'épithélium œsophagien kératinisé.** — Les quelques exemples que nous avons examinés nous ont révélé deux types d'épithélium œsophagien. L'un, représenté chez le Cobaye et le Rat, est remarquable par la distinction très nette entre la couche cornée et le corps de Malpighi et surtout par la présence de kératoyaline dans les dernières couches du corps de Malpighi constituant ainsi une véritable *couche granuleuse*. La transformation de la cellule de Malpighi en cellule cornée se fait avec une prodigieuse rapidité, et c'est à peine si on peut distinguer une zone de passage, réduite à une seule assise de cellules discontinue. Enfin, la dégénérescence du contenu cellulaire est très complète ; les noyaux sont totalement fragmentés et ont perdu toute basophilie.

L'autre type représenté chez le Bœuf, le Lémur, etc., est caractérisé par la particularité inverse. Il y a continuité parfaite entre la couche cornée et le corps de Malpighi, par l'intermédiaire d'une couche cornée inférieure assez épaisse. Il n'y a pas de couche granuleuse, donc pas de kératohyaline, et les noyaux devenus plus ou moins pyknotiques, mais toujours basophiles, persistent jusque dans les assises les plus superficielles.

Il est à noter, que, dans aucun cas, nous n'avons trouvé d'éléidine véritable (éléidine en flaques de Ranvier).

II. **Évolution de la cellule malpighienne.** — Quant au cytoplasma, les transformations sont identiques dans tous les cas ; il n'en est pas ainsi du noyau.

L'assise germinative et les assises immédiatement supérieures

sont remarquables par la présence de très nombreuses mitochondries, granuleuses ou filamenteuses; on verra dans le chapitre où nous traitons de l'œsophage du Bœuf que nous assimilons à ces mitochondries les filaments spiralés de Herxheimer.

Les mitochondries se continuent jusque dans les assises les plus superficielles du corps de Malpighi en perdant un peu leurs caractères primitifs. Chez le Cobaye, elles disparaissent au moment de la kératinisation; elles passent dans les éléments cornés chez le Bœuf. Enfin, ajoutons que les cellules germinatives et les quelques assises immédiatement supérieures renferment d'abondants globules de graisse.

Chez le Cobaye et le Rat, le cytoplasma des dernières assises du corps de Malpighi se charge de grosses granulations de kératohyaline (couche granuleuse). Rien de tel chez le Bœuf. Et ceci nous amène à examiner l'évolution du noyau.

Les jeunes noyaux du corps de Malpighi ont tous la même structure. Ils renferment un fin réseau chromatique avec karyosomes nodaux au sein desquels se développent des nucléoles vrais. Le nombre de ces nucléoles est en général assez élevé dans chaque noyau.

Chez le Cobaye et le Rat, ces nucléoles ne tardent pas à se libérer du réseau et à venir s'appliquer contre la membrane. Dans la couche granuleuse, ils traversent cette membrane et tombent dans le cytoplasma. La réalité de cet exode est certaine et nous ne pouvons que renvoyer à ce que nous avons dit à ce sujet pages 225, et suivantes.

Rien de tel encore chez le Bœuf et les types analogues : le noyau conserve ses nucléoles.

IV. **Kératohyaline.** — Les nucléoles émigrés dans le cytoplasma sont devenus grains de kératohyaline; ils en ont en effet tous les caractères. Et c'est ainsi que nous interprétons l'origine si discutée de la kératohyaline. Chez le Bœuf, avons-nous dit, il n'y a pas de kératohyaline; c'est aussi que les nucléoles ne sont pas émis au dehors. Les noyaux du corps muqueux du Cobaye et du Rat dégénèrent totalement au moment de la kératinisation proprement dite; ceux du Bœuf, du Mouton, etc., persistent et ne dégénèrent qu'incomplètement.

Dans le premier cas nous constatons la présence de kératohyaline; nous n'en voyons pas dans le second.

En conséquence, nous conclurons : la *kératohyaline est le premier produit de la dégénérescence* du noyau malpighien suivant un mode un peu particulier; rien de plus.

Notons qu'**Arcangeli** (1909) a approché de près la vérité. Il a vu l'exode de parties figurées du noyau, chez le Cobaye, mais il a cru avoir affaire à des karyosomes.

V. **Transformation de la cellule malpighienne en cellule cornée.** — S'il s'agit du Cobaye ou du Rat, la transformation a lieu avec une grande rapidité, et il en résulte une sorte de discontinuité dans l'épithélium : la couche cornée semble superposée au corps muqueux comme pourraient l'être deux tissus d'origine différente. En réalité, il existe entre eux une très mince zone formée d'une seule assise discontinue, où on retrouve tous les termes de passage entre la cellule de la couche granuleuse et la cellule cornée; c'est ce que nous avons appelé la couche cornée inférieure.

Les transformations portent sur le noyau, le cytoplasma et la membrane. Cette dernière se kératinise immédiatement et prend d'emblée la structure définitive; les ponts intercellulaires, réduits ici à leur nodule central, se kératinisent plus fortement que le reste et par leur juxtaposition donnent naissance, quand on regarde la cellule en surface, au « relief » de Rausch; ce reliet est en réalité formé par des grains de kératine qui proéminent dans la cavité cellulaire, au lieu d'être superficiels, comme le croyait **Rausch**. Il est à remarquer que **Mac Leod** (1902), sur ce point, à frisé de près la vérité, car il a admis que la kératinisation atteignait les ponts intercellulaires; il avait parfaitement remarqué les saillies formées par ces portions de ponts kératinisés; mais il les croyait externes et non internes, comme ils le sont réellement. Rappelons enfin que la cellule cornée de l'œsophage ne contient que de la kératine A.

Le contenu cellulaire dégénère rapidement; les globules de graisse s'y sont montrés très abondants. Insistons sur l'indépendance de la graisse de la couche cornée et celle de la région

profonde du corps muqueux. Un large espace dépourvu de tout corps gras sépare ces deux zones.

La kératohyaline dégénère purement et simplement : elle perd une grande partie de sa basophilie et finit le plus souvent par disparaître, dissoute sans doute dans la masse du contenu cellulaire.

Enfin, les noyaux se modifient très vite; leurs nucléoles se fondent dans le réseau; ce dernier s'épaissit; le noyau devient pyknotique et perd sa basophilie; finalement il se fragmente en masses indistinctes dont les réactions sont celles de la kératohyaline. Il en résulte que *certaines* cellules cornées renferment des masses informes, vaguement basophiles, plus nettement acidophiles dont on ne saurait dire qu'elles proviennnent du noyau dégénéré ou de la kératohyaline. Ce sont vraisemblablement ces masses qu'**Arcangeli** a décrites comme des noyaux.

S'il s'agit du Bœuf, les choses se passent au fond de la même manière, mais la transformation est beaucoup moins rapide; la couche cornée inférieure est épaisse et la discontinuité apparente que nous signalions chez le Cobaye n'existe plus. La membrane se kératinise très vite, y compris les ponts d'union qui déterminent ici encore le « relief » si caractéristique dans une vue en surface des cellules cornées.

Le cytoplasma dégénère brusquement, de telle sorte que les cellules de la couche cornée inférieure sont très transparentes; c'est pourquoi les mitochondries qui existent encore dans cette zone y sont plus visibles que partout ailleurs. Nous n'avons pu déceler nettement dans les cellules cornées du Bœuf d'albumoses, comme **Unna et Colodetz** en ont trouvé dans la peau; par contre ici encore la graisse est abondante; l'indépendance de la graisse cornée et de celle qui se trouve parfois (Cobaye) dans le corps muqueux est encore plus nette que chez le Cobaye, puisque chez le Bœuf le corps muqueux semble complètement dépourvu de globules gras.

Enfin, le noyau dégénère beaucoup moins profondément; ses nucléoles se fusionnent avec le réseau chromatique, qui perd une partie de sa basophilie mais *beaucoup moins* que chez le

Cobaye; ce noyau s'aplatit, devient pyknotique mais persiste jusque dans les cellules les plus superficielles.

VI. **Les processus de la kératinisation.** — Il y a lieu d'envisager successivement le point de vue histologique et le point de vue chimique.

Une donnée se dégage immédiatement. La *kératohyaline n'a aucun rôle dans la kératinisation.* On a vu le rôle que certains auteurs lui faisaient jouer depuis **Ranvier** allant même jusqu'à la désigner sous le nom de prokératine. Or, nous voyons le Bœuf, le Mouton, presque aussi parfaitement kératinisés que le Cobaye, manquer totalement de kératohyaline. Il faut dire que la plupart des auteurs récents semblent bien revenir de l'opinion qui attribuait à la kératohyaline un rôle essentiel. Les Vertébrés inférieurs n'en présentent presque jamais. Dans le domaine pathologique, les exemples abondent. Citons pour mémoire d'après **Darier** (Histologie de la peau *in La pratique dermatologique*) : dans les parakératoses, la couche cornée conserve ses noyaux et l'éléidine disparaît; dans le lichen corné, la couche cornée est nucléée, au-dessus d'un stratum granulosum important; etc., etc.

Il est d'ailleurs facile de comprendre la nullité du rôle de la kératohyaline; nous voyons, la kératinisation être indépendante de la dégénérescence plus ou moins complète du noyau : comparer le Cobaye et le Bœuf. Or, la kératohyaline n'est qu'un produit de dégénérescence nucléaire, rien de plus. Elle n'a en conséquence rien à voir avec la kératinisation.

Nous avons longuement exposé dans l'historique la manière dont **Arcangeli** (1910) comprend la nature du revêtement corné du Cobaye. Pour lui, il s'agit d'un *stratum semi corneum*, c'est-à-dire d'une couche formée de cellules imparfaitement kératinisées, et dont la constitution générale rappelle de près celle du stratum intermedium de la peau.

Bref, les cellules cornées du revêtement œsophagien du Cobaye seraient analogues à celles de la peau, mais leur évolution serait arrêtée à un stade que les autres dépassent. Ainsi il existerait entre les épithéliums cornés une sorte de

hiérarchie; certain d'entre eux ne dépasseraient pas un état qui chez d'autres serait seulement transitoire.

On comprend fort bien le raisonnement d'**Arcangeli**. Ne trouvant pas d'éléidine (éléidine proprement dite éléidine en flaques de Ranvier) dans l'œsophage du Cobaye, il en conclut tout naturellement que la couche cornée de cet organe réalise en définitive le type de l'assise située immédiatement au-dessous de la couche à éléidine (*stratum lucidum*), qui est en effet le *stratum intermedium*.

Cette interprétation est parfaitement inacceptable. **Arcangeli** a raison, en un sens, quand il affirme que la cellule cornée de l'œsophage est moins kératinisée que celle de la peau; sans doute encore, dans l'un et l'autre cas, seule la membrane est kératinisée. Nous ajouterions même que chez l'un comme chez l'autre élément on ne trouve que de la kératine A. Mais **Arcangeli** a cru trouver des noyaux dans la cellule cornée de l'œsophage du Cobaye. Or il n'en est rien, ces noyaux n'existent pas et c'est ce qui l'a trompé.

La cellule du *stratum intermedium* est un élément encore vivant, *encore capable d'évolution*. Il n'en est nullement ainsi de la cellule cornée de l'œsophage; comment croire que cet élément dépourvu de noyau, renfermant un contenu complètement dégénéré, au point que ses albuminoïdes sont partiellement transformés en albumoses (chez le Bœuf) pourraient être capable d'une évolution plus complète? Ce sont bien des cellules mortes dont l'état définitif est acquis. Chez le Bœuf lui-même et les animaux du même type, il reste encore des noyaux; mais ceux-ci sont dans un tel état de dégénérescence, le contenu cellulaire est si complètement transformé qu'on ne peut croire à une évolution ultérieure.

Il nous est donc impossible d'admettre les conclusions d'**Arcangeli** : les épithéliums cornés œsophagiens *ne sont pas* des « épidermes » qui se desquameraient prématurément. Sans doute, il existe parmi les épithéliums cornés une hiérarchie basée sur une kératinisation plus ou moins complète; mais elle résulte de l'existence de divers modes de kératinisation, assez voisins d'ailleurs, et non d'une arrêt d'évolution atteignant

certains de ces épithéliums. Et, s'il nous est permis de faire appel une dernière fois aux données pathologiques, nous rappellerons que la leucoplasie ne consiste pas simplement en une évolution plus complète de la cellule pavimenteuse normale, mais réalise un remaniement accompagné d'un processus de kératinisation.

Passons maintenant au point de vue chimique. On se rappelle la théorie de **Unna**. La kératohyaline se dissocie en donnant de l'éléidine et un corps qui serait un glycoprotéide. Ce dernier se dissocierait en donnant du glycogène qui finalement se transformerait en corps gras. Les substances albuminoïdes résultant de ces diverses décompositions donneraient finalement les albumoses, si abondantes dans les cellules cornées de la peau. Quant à la kératine, nous ne pouvons dire, en fin de compte, de la transformation de quelles substances elle provient.

Nos propres observations, si en définitive elles ne confirment pas parfaitement les vues d'**Unna**, ne les infirment pas entièrement non plus. En ce qui concerne le Cobaye, nous n'avons pu trouver de glycogène, mais nous avons trouvé de la graisse dans la couche cornée. Il n'y a pas non plus d'éléidine. Cette graisse provient-elle de la kératohyaline qui se décomposerait d'emblée sans passer par le stade éléidine? c'est possible, et l'absence de glycogène coïncidant avec l'absence d'éléidine tendrait à faire admettre cette hypothèse; si nous avons rien vu qui puisse nous faire admettre cette théorie, nous n'avons rien vu non plus qui l'infirme.

Le cas du Bœuf est moins favorable. Ici, il n'y a ni kératohyaline, ni éléidine, ni glycogène. Il y a cependant de la graisse dans la couche cornée. Si le noyau dégénérait complètement la difficulté ne serait pas grande, car la kératohyaline n'est en définitive qu'une émanation du noyau. Mais il n'en est pas ainsi; tout au plus pourrait-on admettre, ce n'est qu'une hypothèse, que le noyau laisse exsuder, dans le corps cellulaire, la substance de ses nucléoles. Nous n'avons rien observé qui permette d'affirmer ni même qui fasse pressentir semblable fait. Comme on le voit, la théorie de **Unna** se heurte ici à des faits discordants.

Au surplus, nous nous permettrons de faire remarquer que

la théorie d'**Unna** s'applique à la peau, qu'elle tend à donner une explication de la présence à divers niveaux de la couche cornée de différentes substances qui proviennent de la désintégration du contenu cellulaire; il n'est pas évident *a priori* que ces substances doivent être les mêmes partout.

Et d'ailleurs, nous nous permettrons de faire remarquer que la théorie d'**Unna** est hautement hypothétique. Elle consiste en une suite d'hypothèses qui s'échafaudent les unes sur les autres, chacune d'elles étant créée spécialement pour rendre compte des faits observés. Que la kératohyaline soit un mélange ou un composé d'un corps basophile et d'un corps acidophile, c'est déjà une première hypothèse qui n'a rien d'obligatoire; que de plus ce corps basophile (corps X de **Gavazzani**) soit un glycoprotéïde, c'est là une hypothèse qui n'a d'autre but que d'expliquer la présence du glycogène qui en dériverait par décomposition; que ce glycogène se transforme finalement en graisses, c'est ce qui est encore plus hypothétique si possible puisque le fait même n'a pas été vu; et que, enfin, les albumoses dérivent de la partie proprement albuminoïde de la kératohyaline, c'est une induction qui n'est fondée que sur la remarque suivante : la kératohyaline est particulièrement abondante au-dessous des cellules riches en albumoses, fait qui pourrait s'expliquer tout autrement.

En résumé, la théorie de la kératinisation de **Unna** nous semble trop hasardeuse pour qu'elle corresponde réellement à la réalité; ce serait un fait sans précédent. D'ailleurs, elle ne nous donne aucune explication de l'origine de la kératine, et c'est précisément ce que nous désirerions le plus connaître, cette substance étant la seule vraie caractéristique des tissus que nous venons d'étudier.

Février 1914.

Index bibliographique.

1901. Apolant (H.). — Ueber den Verhornungsprozess. *Arch. f. mikr. Anat.* Bd. LVII, H. 4, p. 766-798.

1909. Arcangeli (A.). — Einige histologische Beobachtungen über das Deck-

epithel des Œsophagus beim Meerschweinchen. *Monatsh. f. prak. Derm.*, Bd. XLVII, p. 297-316, 1909.

1909. Bergmann. — Der Relief von Rausch im Licht von den neuen Hornforschungen betrachtet. *Monatsh. f. prakt. Derm.*, Bd. XLIX, p. 151, 1909.

1885. Blaschko. — Ueber den Verhornungsprozess. *Arch. f. Anat. u. Phys.*, *Physiol. Abt.*, p. 366-367, 538-539.

1907. Branca (A.). Recherches sur la kératinisation. I. Le diamant du Poulet; II. Le diamant du Canard; III. Le diamant. Histoire et critique. *Journ. Anat. et Phys.*, t. XLIII, p. 341-386 et 433-501.

1911. Branca (A.). — Recherches sur la kératinisation. Sur la structure du poil. *Ibid.*, t. XLVII, p. 545-601.

1911. Branca (A.). — Le tégument externe et ses dérivés. *Traité d'anatomie humaine* de Poirier, Charpy, Nicolas.

1889. Buzzi (F.). — Keratohyalin und Eleidin. *Monatsh. f. prakt. Derm.*, Bd. VIII, p. 149, 164, 1889.

1908. Ciliano (P.). — Eleidin. *Monatsh. f. prakt. Derm.*, Bd. XLVI, p. 435-441, 1908.

1911. Civatte (A.). — La chimie de la peau d'après les travaux récents d'Unna et de ses collaborateurs. *Ann. Dermat. et Syphilig.*, sér. 5, t. II, p. 659, 680, 1911.

1895. Dreysel und Oppler. — Beiträge sur Kenntniss des Eleidins in normale und pathologische veränderten Haut. *Arch. f. Derm. u. Syph.*, Bd. XXX, 1895.

1892. Ernst (P.). — Ueber die Beziehung des Keratohyalins zum Hyalin. *Arch. f. path. Anat.*, Bd. CXXX, p. 279-296, 1892.

1896. Ernst (P.). — Studien über normale Verhornung mit Hilfe den Gramschen Methoden. *Arch. f. mikr. Anat.*, Bd. XLVII, p. 669-706, 1896,

1910. Fauré-Fremiet (E.), Mayer (A.) et Schæffer (G.). — Sur la microchimie des corps gras. Application à l'étude des mitochondries. *Arch. d'Anat. microsc.*, t. XII, p. 19.

1911. Firket (J.). — Recherches sur la genèse des fibrilles épidermiques. *Anat. Anz.*, Bd. XXXVIII, p. 537-548.

1908. Gavazzani (A.). — Trichohyalin. *Monatsh. f. prak. Dermat.*, Bd. XLVII, p. 229-242-1908.

1908-1911. Golodetz und Unna. — Zur Chemie der Haut. *Monatshefte für. prakt. Dermat.*, I, Bd. XLVII, p. 179, 1908; II, Bd. XLVII, p. 595, 1908; III, Bd. XLVIII, p. 149, 1909; IV, Bd. XLIX, p. 95, 1909; V. Bd. XL, p. 95, 1910; VI, Bd. L, p. 451, 1910; VII, Bd. LI, p. 1, 1911.

1899. Herxheimer (K.). — Ueber die Struktur des Protoplasmas der menschlischen Epidermiszelle. *Arch. f. mikr. Anat.* Bd. LIII, p. 510-546. — Nachtrag usw. *Ibid.*, Bd. LIV.

1896. Herxheimer (K.) und Müller (H.). — Ueber die Deutung der sogenannten Epidermisspiralen. *Arch. f. Dermat. und Syph.*, Bd. XXXVI.

1905. Joris (H.). — Revêtement corné de l'épithélium œsophagien. *Bibl. anat.*, t. XIV, fasc. IV, p. 262-267.

1909. Judin (P.). — Die Anordnung der Bestandteile in der Hornzelle. *Monatsh. f. prak. Dermat.*, Bd. XLIX, p. 147-151, 1909.

1914. Kollmann (Max) et Papin (Louis). — Contribution à l'étude des Lémuriens. I. Le larynx et le pharynx. *Ann. Sc. nat., zool.*, sér. 9, t. XIX, p. 227, 1914.

1914. Kollmann (Max) et Papin (Louis). — Sur le chondriome du corps de Malpighi de l'œsophage; signification des filaments de Herxheimer. *C. R. Acad. Sc.*, t. CLVIII, p. 57-58, 1914.

1914. Kollmann (Max) et Papin (Louis). — Note sur l'origine de la kératohyaline dans le revêtement corné de l'œsophage du Cobaye. *Bibl. anat.*

1892. Kromayer (E.). — Die Protoplasmafaserung der Epithelzelle. *Arch. f. mikr. Anat.*, Bd. XXXIX, p. 141-156, 1892.

1909. Laffont (A.). — Recherches sur l'origine des grains de kératohyaline. *Bibl. anat.*, t. XVIII, p. 209-214, 1909.

1903. Launoy (L.). — Contribution à l'étude des phénomènes nucléaires de la sécrétion (cellules à venin, cellules à enzymes). *Ann. Sc. nat.*, *Zool.*, sér. 5, t. XVIII, p. 1-224.

1910. Merian. — Die Bedeutung der Erntschen Keratin-granule. *Unna's Festsch.*, Bd. II, 1910.

1902. Mac Leod (J.-M.-H.). — Recent observation on the human stratum corneum. *Journ. of Anat.*, vol. XXXVI, p. 56-58, 1902.

1889. Mertsching. — Histologische Studien über Keratohyalin und Pigment. *Arch. f. path. Anat.*, Bd. CXVI, p. 484-516, 1889.

1911. Nicolau (S.). — Recherches histologiques sur la graisse cutanée. *Ann. Dermat. et Syphilig.*, sér. 5, t. II, p. 641-658, 1911.

1897. Oppel. — *Lehrbuch der vergleichenden-mikroskopischen Anatomie der Wirbeltiere.* Scheund und Darm.

1909. Pacaut (M.). — *Le système de noyaux géminés dans les épithéliums cornés des Mammifères. Contribution à l'étude de l'amitose.* Thèse de médecine, Paris, 1909.

1906. Papin (L.). — Le revêtement corné de l'épithélium pharyngo-œsophagien du Cobaye. *C. R. Soc. Biol*,, t. LXI, p. 627, 157.

1910. Pappenheim (A.). — Neue zytomorphologische Studien an Blutzellen mit farbeanalytischen Methoden. *Folia hemat.*, *Arch.*, Bd. IX, p. 572.

1889. Posner (C.). — Untersuchungen über Schleimhautverhornung. *Arch. f. pathol. Anat.*, Bd. CXVIII, p. 391-413, 1889.

1890. Rabl (H.). — Ueber die Bedeutung der von Herxheimer im Epithel beschreibenen Fasern. *Arch. f. Derm. u. Syphil.*, Bd. XXII, 1890.

1896. Rabl (H.). — Untersuchungen über die menschliche Oberhaut und ihre Anhangsgebilde mit besonderer Rucksicht auf die Verhornung. *Arch. f. mikr. Anat.*, Bd. XLVIII, p. 438-495, 1896.

1879. Ranvier (L.). — Sur une substance nouvelle de l'épiderme et sur le processus de kératinisation du revêtement épidermique. *C. R. Acad. Sc.*, t. LXXXVIII, p. 1361-1364, 1879.

1882. Ranvier (L.). — Sur la structure des cellules du corps muqueux de Malpighi. *C. R. Acad. Sc.*, t. XCV, p. 1374-1377, 1882.

1883. Ranvier (L.). — De l'existence et de la distribution de l'éléidine de la muqueuse bucco-œsophagienne des Mammifères. *C. R., Acad, Sc.* t. XCVII, p. 1377-1379, 1883.

1899. Ranvier (L.). — Histologie de la peau. III, IV. *Arch. Anat. micr.*, t. III, 1899, p. 3-10, 1890.

1897. Rausch. — Tinctorielle Verschiedenheiten und Relief der Hornzellen. *Monatsh. f. prakt. Derm.*, Bd. XXIV, p. 65, 1897.

1910. Regaud (C.) et Favre (M.). — Sur la nature des fibres d'Herxheimer ou filaments basaux de l'épiderme. *C. R. Acad. Sc.*, t. CL, p. 560, 1910.

1912. Regaud (C.) et Favre (M.). — Nouvelles recherches sur les formations mitochondriales de l'épiderme humain, à l'état normal et pathologique. *C. R. Soc. Biol.*, t. LXXII, p. 328, 1912.

1893. Rosenstadt (B.). — Zellgranula, Keratohyalingranula und Pigmentgranula. *Intern. Monats. f. Anat.*, Bd. X, p. 131-135, 1893.

1905. Schridde (H.). — Die Protoplasmafasern der menschlichen Epidermiszellen. *Arch. f. mikr. Anat.*, Bd. LXVII, p. 291-301, 1905.
1890. Selhorst. — Ueber das Keratohyalin und das Fettgehalt der Haut. *Inaug. Diss.*, Berlin. 1890.
1876. Unna. — *Beiträge zur Histologie und Entwickelungsgeschichte der menschlichen Oberhaut.* Bonn., 1876.
1882. Unna (P. G.). — Entwickelungsgeschichte und Anatomie der Haut. *Ziemmen's Handbuch der Hautkrankheiten.*
1894. Unna (P. G.). — Die Färbung der Epithelfasern. *Monatsh. f. prakt. Derm.*, Bd. XIX, 1894.
1895. Unna (P. G.). — Keratohyalin. *Monatsh. f. prakt. Derm.*, Bd. XX, p. 69-78.
1896. Unna (P. G.). — Ueber das Wesen der normalen und pathologischen Verhornung. *Ibid.*, Bd. XXIII, p. 1-21.
1908. Unna (P. G.). — Ueber die Zusammensetzung und die Bedeutung der Hornsubtanzen. *Med. Klinik.*, Jg. 4, n° 33, p. 1277-1281.
1909. Unna (P. G.). — Ueber Verhornung. *Med. Klinck.*, Jg. 5, n° 46, p. 1727-1730.
1907-1908. Unna und Golodetz. — Neue Studien über Hornsubstanzen. *Monatsh. f. prakt. Derm.*, Bd. XLIV, p. 1; Bd. XLVI, p. 62, 1908.
1882. Waldeyer (W.). — Untersuchungen über die Histogenese der Horngebilde insbesondere der Haare und Federn. *Festch. f. Henle. Beiträge zur Anat. und. Entw.*, p. 141-161, Bonn, 1882.
1900. Weidenreich (F.). — Ueber Bau und Verhornung der menschlichen Oberhaut. *Arch. f. mikr. Anat.*, Bd. LVI, p. 169-229, 1900.
1901. Weski (O.). — Zur Eleidindarstellung. *Anat. Hefte*, Bd. XVII, p. 197-202, 1901.
1909. Wile (H. J.). — Das Eleidin der basalen und superbasalen Hornschicht. *Monatsh. f. prakt. Derm.*, Bd. XLVIII, p. 245-251, 1909.

Explication des planches.

Planche XI.

Fig. 1. — *Cobaye.* — Assise germinative et corps muqueux. Mitochondries. — Fixation de Regaud, hématoxyline au fer. × 1 500.

Fig. 2. — *Cobaye.* — Cellule de la partie moyenne du corps muqueux. Remarquer les mitochondries sphériques, plus grosses que dans la zone précédente. — Même technique que figure 1. × 1 500.

Fig. 3. — *Bœuf.* — Assise germinative et corps muqueux, montre les mitochondries, les unes granuleuses, les autres en filaments de Herxheimer. — Fixation de Regaud, hématoxyline au fer. × 1 100.

Fig. 4. — *Bœuf.* — Une cellule isolée de la coupe précédente montrant, avec une exceptionnelle netteté, le passage des filaments de Herxheimer aux mitochondries. — Même technique que figure 3. × 1 500.

Fig. 5. — *Bœuf.* — Deux cellules de la zone moyenne du corps de Malpighi. Mitochondries granuleuses. — Même technique. × 1 500.

Fig. 6. — *Bœuf.* — Cellule de la couche cornée inférieure contenant des mitochondries granuleuses. Remarquer leur augmentation de volume. — Même technique. × 1 500.

Fig. 7. — *Bœuf.* — Deux cellules cornées. Noyau pyknotique. Mitochondries. — Même technique. × 1 500.

Planche XII.

Fig. 1. — *Cobaye.* — Zone moyenne du corps muqueux : couche granuleuse et partie inférieure de la couche cornée. Dans les noyaux du corps muqueux moyen, *m,* nombreux nucléoles; dans le corps cellulaire, mitochondries granuleuses vaguement visibles. Dans la couche granuleuse, *g*, nombreux nucléoles accolés à la membrane nucléaire; grains de kératohyaline (= nucléoles expulsés); remarquer la partie métachromatique des grains de kératohyaline; comparer avec les nucléoles. Dans le protoplasma, mitochondries. Dans la partie de la couche cornée inférieure, *c*, on voit un noyau pyknotique, *n*, en cours de dégénérescence, et quelques grains de kératohyaline. Noter la coloration verte métachromatique de la couche cornée. — Fixation au liquide de Mann, coloration au bleu de Unna. × 1 500.

Fig. 2. — *Cobaye.* — Noyau du corps granuleux. Nucléoles à divers stades d'expulsion. Au voisinage du noyau, grains de kératohyaline avec partie basophile excentrique. (Comparer fig. 1, *g*). — Fixation : alcool absolu. Hématoxyline-eosine orange. × 3 000.

Fig. 3. — *Cobaye.* — *Id.* que figure précédente. — Même coloration. × 3 000.

Fig. 4. — *Cobaye.* — Grains de kératohyaline: Liquide de Mann, thionine. × 3 000.

Fig. 5. — *Cobaye.* — Cellules de la couche cornée inférieure, montrant des fragments de noyaux pyknotiques et des inclusions indéterminables provenant vraisemblablement les unes de noyaux, les autres de grains de kératohyaline. — Fixation : Zenker; coloration : violet de méthylène suivi de traitement par le ferricyanure de potassium à 1 p. 100. × 1 500.

Fig. 6. — *Cobaye.* — Couche germinative et partie inférieure du corps muqueux. Granulations graisseuses. Remarquer leur rareté relative dans la couche germinative. — Fixation au formol à 10 p. 100. Coupe à main levée. Coloration par le Scharlach R (d'après Herxheimer), hémalun. Montage à la glycérine. × 1 500.

Fig. 7. — *Rat.* — Noyau de la couche granuleuse. Expulsion d'un nucléole. — Bouin, Unna. × 3 000.

Fig. 8. — *Rat.* — *Id.* Noyau géminé. — Bouin, pyronine-vert de méthyle. × 3 000.

Fig. 9. — *Bœuf.* — Cellule de la troisième assise du corps muqueux. Noyau avec réseau chromatique et nucléoles. Mitochondries vaguement visibles. — Mann, vert de méthyle-pyronine. × 1 500.

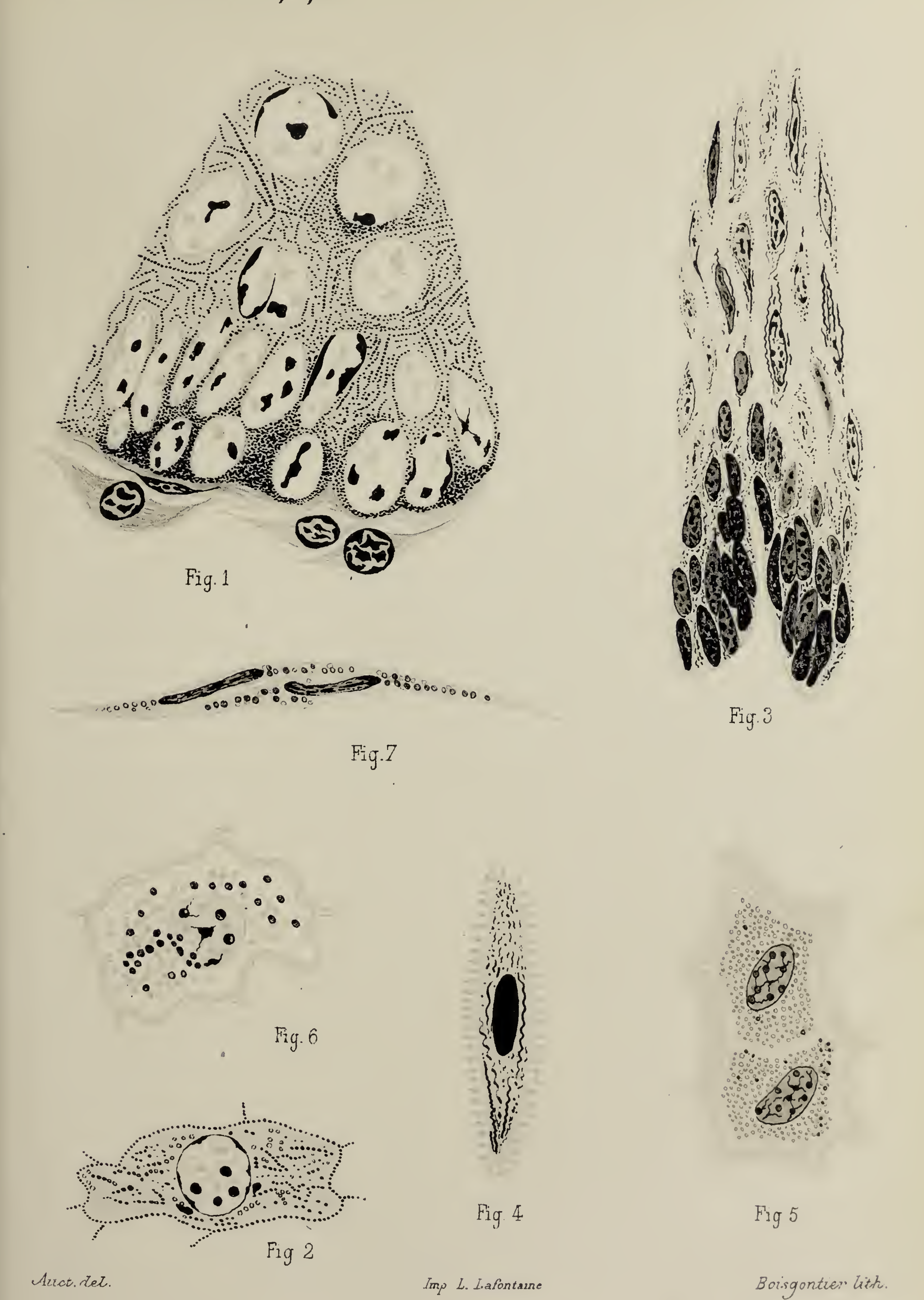
Fig. 10. — *Bœuf.* — Cellule de la région moyenne du corps muqueux. — Même technique. × 1 500.

Fig. 11. — *Bœuf.* — Couche cornée inférieure et premières assises de la couche cornée supérieure. Dans la couche cornée inférieure, des mitochondries. Remarquer la disparition des ponts d'union. Les membranes sont déjà kératinisées. Au milieu de cette couche, une cellule isolée à évolution plus avancée. Noyaux de la couche cornée supérieure pykno-

tiques. Coloration diffuse de l'ensemble de la cellule. — Mann, vert de méthyle-pyronine. × 1 500.

Fig. 12. — *Bœuf*. — Une cellule de la couche cornée supérieure isolée par dissociation dans l'alcool au tiers. Démonstration du « relief ». — Coloration au Gram, d'après Ernst. × 1 500.

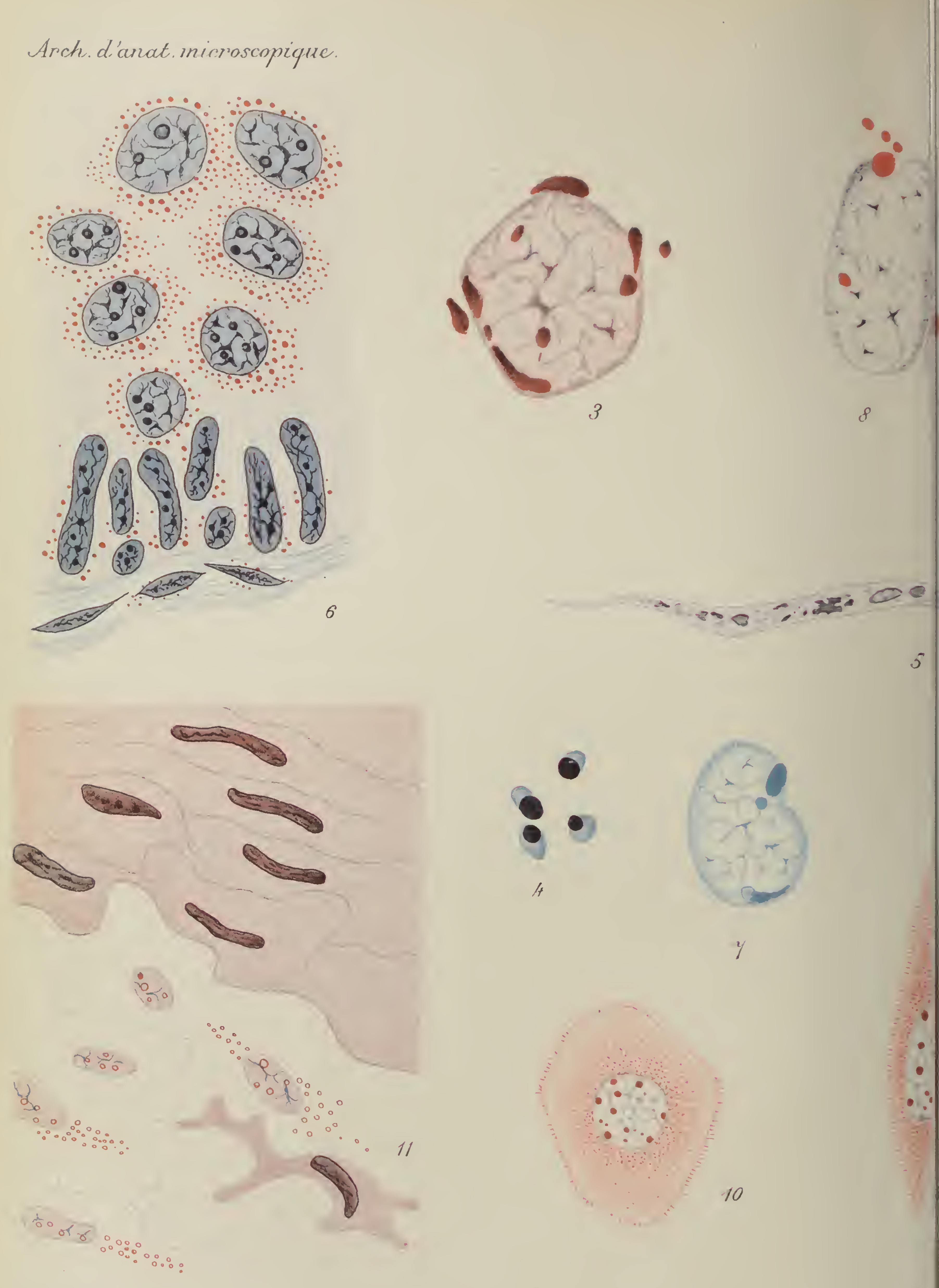
Fig. 13. — *Bœuf*. — Coupe transversale de la couche cornée supérieure. Vue en coupe des granulations constituant le « relief ». — Mann, méthode de Rausch. × 1 500.



Auct. del. Imp. L. Lafontaine Boisgontier lith.

ŒSOPHAGE DU COBAYE ET DU BŒUF.

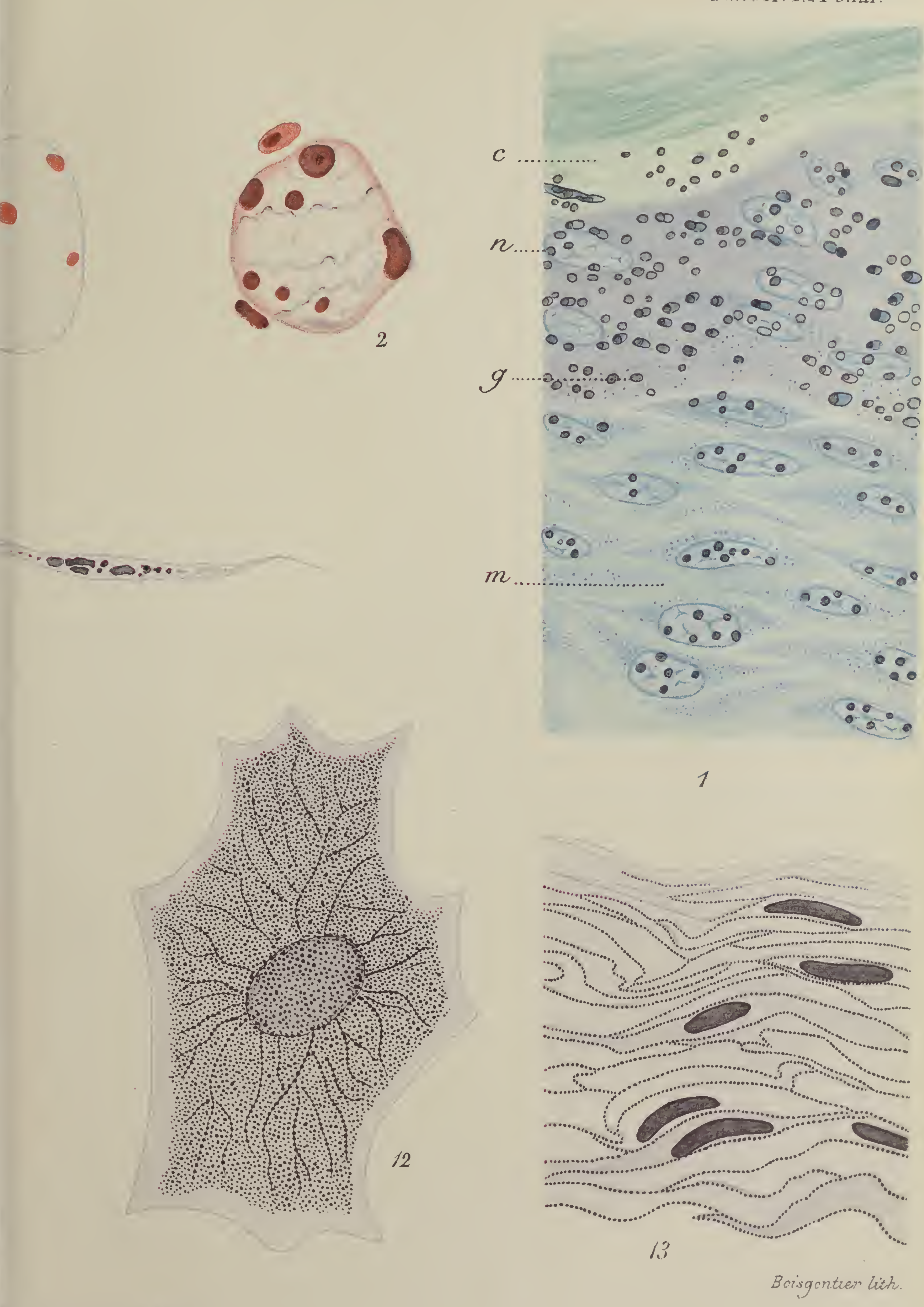
Masson et Cie éditeurs.



Auct. del.

ŒSOPHAGE DU COI

Masson et C



Boisgentier lith.

E ET DU BŒUF.

iteurs.

Imp. L. Lafontaine, Paris.



LES YEUX DES INSECTES NOCTURNES

(MÉMOIRE DÉTAILLÉ)

Par E. BUGNION et N. POPOFF

De même que les yeux des Chats, Chiens, Ruminants, Hiboux brillent dans la nuit, quand on les éclaire à distance au moyen d'une lampe, les yeux de certains Insectes émettent eux aussi une luminosité particulière.

Les yeux d'un grand Scarabée de Ceylan (*Oryctes rhinoceros*) brillent dans l'obscurité, quand on les éclaire obliquement, comme deux rubis du plus beau rouge. Le même phénomène s'observe chez *Xylotrupes gedeon*, *Catharsius molossus*, *Copris repertus* et chez les Papillons nocturnes. Les yeux des Sphinx donnent une belle luminosité rouge, ceux de certains Bombyx un reflet jaune d'or.

Ce n'est pas que les organes visuels de ces Insectes émettent une phosphorescence comparable à celle qui émane du Ver luisant; la lumière colorée renvoyée par la rétine provient d'un phénomène de réflexion. Il s'agit toutefois d'une propriété vitale en rapport avec la structure de l'œil et aussi avec son état physiologique. On constate, par exemple, que les yeux d'un *Oryctes* plus ou moins souffreteux, affaibli par la captivité et par le jeûne, ne brillent plus que faiblement. Il en est de même si la rétine a été fatiguée par une lumière trop vive. C'est ainsi que (d'après **Kühne**, 1877) les yeux du *Sphinx atropos*, exposés pendant quelques instants à la lumière du magnésium, perdent momentanément leur pouvoir réflecteur. Il faut placer l'Insecte dans l'obscurité et le laisser reposer pendant deux ou trois heures pour que les rétines recouvrent peu à peu leur pouvoir initial.

Juin 1914.

Ce dernier fait s'explique par la présence dans la rétine des Insectes d'une substance particulière (érythropsine, xanthopsine) qui, comparable au pourpre rétinien des Mammifères, est continuellement consommée par l'acte même de la vision. Cette substance, d'un caractère instable, se montre nettement dans l'œil de l'*Oryctes*, sitôt que la cornée a été détachée. La rétine qui est logée dans une cupule chitineuse d'un noir brillant (faisant peut-être l'office d'un miroir concave) paraît d'une jolie teinte rose tirant sur l'orange, rappelant la couleur de l'éosine. Cette teinte, très caractéristique, disparaît aussitôt si l'on expose la rétine au soleil ou encore si on la plonge dans le chloroforme ou l'alcool.

Les yeux à facettes se composent d'un grand nombre d'yeux simples (ommatidies) exactement juxtaposés. Les ommatidies étant dans la plupart des cas absolument identiques, il suffit d'en étudier quelques-unes pour se faire une idée de l'œil entier.

Chaque ommatidie est formée de deux parties, l'appareil dioptrique et l'appareil récepteur.

L'appareil dioptrique comprend une lame externe, la cornéule, petite cornée transparente, hexagonale, ordinairement plan-convexe, répondant à la facette, et, dans les yeux eucônes, une pièce réfringente placée en dessous de la précédente, le cône cristallin. Composé de quatre segments juxtaposés, disposés en croix, le cône se forme par différenciation cytoplasmique au sein de quatre cellules (c. de Semper) qui l'engainent exactement. La cornéule (cuticule) est, elle aussi, en partie engendrée par ces cellules, en partie (par ex. chez *Dermestes*, d'après **Kirchhoffer**, 1910) par les bouts supérieurs des cellules pigmentaires[1].

L'appareil récepteur comprend un groupe de cellules visuelles désigné sous le nom de rétinule. Ces cellules, appelées aussi rétinulaires, de forme très allongée, au nombre de six à huit dans chaque groupe, chargées parfois de quelques grains

1. Chez les Diptères qui ont des yeux pseudocônes, les cellules de Semper étant éloignées des cornéules, celles-ci sont exclusivement formées aux dépens des cellules pigmentaires.

pigmentaires, forment par leur juxtaposition une sorte de colonnette en rapport avec le cône. Portées par la membrane (basale ou limitante) qui tapisse le fond de l'œil, elles offrent ce caractère particulier que chacune d'elles forme par différenciation cytoplasmique une pièce réfringente, le rhabdomère, et devient par là-même propre à être influencée par la lumière. Chez beaucoup d'Insectes, les rhabdomères se soudent par leurs bords en une pièce unique, allongée, cannelée à la surface, alors désignée sous le nom de rhabdome ou bâtonnet.

L'ensemble des rétinules constitue la rétine. Chaque rétinule est reliée au cône correspondant par une fibre (f. cristallinienne) qui, issue du sommet de la gaine cristallinienne, s'enfonce dans l'axe de la colonnette et peut chez certaines espèces (*Vanessa antiopa*) être suivie à peu près jusqu'à la basale. Chaque cellule rétinulaire émet d'autre part une fibre nerveuse (axone) qui, traversant la basale, se jette dans le ganglion optique situé en dessous et transmet les excitations lumineuses de la rétine au cerveau.

L'ommatidie est entourée de cellules pigmentaires de premier et de deuxième ordre qui l'isolent de ses voisines[1]. Les cellules de premier ordre enserrant la fibre cristallinienne en dessous du sommet du cône, jouant le rôle d'un iris, s'opposent à la pénétration des rayons obliques ou latéraux. Chaque rétinule n'est donc impressionnée que par un petit nombre de rayons (ceux qui tombent perpendiculairement sur le centre de la facette) répondant à des points déterminés des objets extérieurs. Les images de ces points, totalisées par l'ensemble des rétinules, donnent lieu, dans le fond de l'œil, à une image en mosaïque perçue à son tour par le cerveau (**Joh. Müller**, 1826). L'image est d'autant plus distincte que les facettes cornéennes sont plus nombreuses et plus petites. Le nombre de ces facettes a été, chez la Libellule, évalué à 12 000 pour chacun des yeux.

Les yeux composés pourvus de cônes cristallins ont été désignés par **Grenacher** (1879) sous le nom d'*yeux eucônes*. C'est la

1. Les cellules pigmentaires de deuxième ordre, très grandes chez les Lépidoptères, disposées par groupes de six autour des segments filiformes des rétinules, seront aussi désignées sous le nom de *cellules intercalaires*.

forme que l'on rencontre chez les Orthoptères (Forficulides exceptés), les Odonates, Éphémérides, Phryganides, Hémérobiides (*Chrysopa*), Lépidoptères, Hyménoptères (Abeille), la Cigale, le Fulgore, la *Corethra plumicornis* (larve et imago), parmi les Coléoptères, chez les Cicindélides, Carabiques, Dyticides, Scarabæides.

Une deuxième classe (*yeux acônes*) comprend les organes visuels chez lesquels le cristallin est remplacé par un groupe de cellules transparentes (c. de Semper modifiées) plus ou moins allongées, placées en dessous des cornéules. Les cellules de Semper ne sécrétant pas de cristallin, leurs noyaux, au lieu d'être refoulés à la surface et plus ou moins aplatis, se développent librement à l'intérieur (par ex. chez *Necrophorus* d'après **Kirchhoffer**, 1908).

Les yeux acônes s'observent chez plusieurs Diptères (*Tipula*, *Ctenophora*, *Culex*), chez la plupart des Hémiptères (par ex. *Notonecta*), chez les Forficulides, parmi les Coléoptères chez *Meloë*, *Tenebrio*, les Curculionides, Coccinellides, Staphylinides, Histérides et Silphides.

Une troisième classe (*yeux pseudocônes*) comprend les organes visuels chez lesquels le cristallin est remplacé par une substance semi-liquide placée en dessous de la cornéule. Les quatre cellules de Semper sont, dans les yeux de cette sorte, refoulées en dessous de la substance semi-liquide. Celle-ci occupe une cavité cylindro-conique comprise entre deux cellules pigmentaires de premier ordre. Des yeux pseudocônes s'observent chez les Diptères brachycères (*Musca*, *Calliphora*, *Eristalis*, *Syrphus*, *Sarcophaga*, *Tabanus*).

Une quatrième classe, récemment établie par **Kirchhoffer**, comprend les organes visuels chez lesquels, le cristallin est remplacé par un cône d'origine cuticulaire appendu à la face profonde de la cornéule. Désignés sous le nom de *konikeraia*, les yeux de cette sorte se rencontrent chez les Dermestides, les Byrrhides, les Élatérides et les Malacodermes.

Il y a d'ailleurs des intermédiaires entre ces diverses formes. C'est ainsi par exemple que, chez *Elater sanguineus*, le cône cornéen est prolongé dans la profondeur par une pièce réfringente

dérivée des cellules de Semper, correspondant à un cristallin véritable.

Les détails qui précèdent sont partiellement empruntés à l'article de **Deegener** publié dans le *Handbuch der Entomologie* de **Schröder**, 2e fasc. 1913.

Procédés techniques. — L'extrême délicatesse des tissus des Insectes, la finesse de leur structure et la présence de nombreuses trachées remplies d'air exigent des précautions spéciales.

L'Insecte entier (s'il s'agit d'une petite espèce) ou la tête seule avec une partie du thorax sont piqués au moyen d'une épine de Hérisson sur une plaque de liège qui flotte renversée à la surface du fixateur. Sans cette précaution, l'Insecte, rendu léger par ses trachées, surnage et la fixation est imparfaite. Pour les chrysalides, dont les tissus sont plus pesants, l'emploi de cet artifice n'est pas toujours nécessaire.

Comme fixateur à recommander, nous citons en premier lieu le liquide de Gilson modifié comme suit : sublimé corrosif 15 grammes, acide acétique concentré 5 centimètres cubes, acide azotique 7 1/2 centimètres cubes, alcool à 60°,50 centimètres cubes, eau distillée 500.

Il faut laisser les objets au moins pendant une heure dans le fixateur, de préférence à la température de l'étuve (53°). La chaleur, chassant l'air des trachées, facilite la pénétration du fixateur. Les bulles d'air, qui souvent restent accolées aux poils ou aux pièces chitineuses, sont enlevées au moyen du pinceau. Quelques trous pratiqués entre les deux yeux avec une aiguille fine sont indispensables pour la bonne conservation du cerveau. Pour l'étude de la rétine seule, on peut sans inconvénient partager la tête en deux avec le rasoir ou faire des trous dans la cornée et dans la capsule chitineuse qui entoure l'œil. Les pièces buccales doivent être enlevées à l'aide d'un fin scalpel ou des ciseaux. Les coupes pratiquées sur les Coléoptères, Orthoptères, etc. sont presque toujours déchirées si les mandibules sont laissées en place.

La fixation terminée, on lave la pièce à l'eau salée à 7 pour 1 000, puis on donne des bains de courte durée (quinze

minutes environ) dans les alcools à 50°, 60° et 70°. Dans l'alcool 80° légèrement iodé (renouvelé plusieurs fois) les objets doivent rester au moins deux jours. Le séjour dans les alcools à 96° et 100° est de dix heures en moyenne; il est de trois heures dans le mélange d'alcool absolu et de chloroforme. Le chloroforme est préférable au xylol, parce que, s'évaporant plus facilement, il ne laisse pas de traces dans la paraffine.

Le séjour dans le chloroforme est de trois heures, dans le mélange chloroforme-paraffine trois heures, dans la paraffine pure à l'étuve six heures environ.

Après l'alcool à 80°, les épines de Hérisson sont enlevées; l'air ayant été chassé, les pièces ne flottent plus.

Le liquide de Bouin (acide picrique saturé 15, formol 5, acide acétique 1) donne de très bons résultats, surtout au point de vue de l'action des colorants. Nous laissons les pièces environ vingt-quatre heures dans le fixateur et faisons ensuite un lavage dans l'alcool à 70°.

Le formol à 20 pour 100 a été lui aussi employé avec succès.

Lorsque le pigment est gênant, il peut y avoir avantage à dépigmenter les coupes au moyen du chlore naissant. Voici le procédé (indiqué par Viallanes, 1892) :

Une petite quantité de chlorate de potasse est placée au fond d'un vase cylindrique en verre. Les coupes sériées, épaisses de 5 à 10 μ, collées à l'eau sur le porte-objet, débarrassées de la paraffine, lavées dans l'alcool à 100° et 80°, sont placées debout dans un vase plus petit de forme cubique, contenant un mélange de glycérine, d'alcool absolu et d'eau distillée à parties égales. Ce dernier récipient est introduit dans le vase cylindrique que l'on ferme après avoir laissé tomber quelques gouttes d'acide sulfurique sur le chlorate.

Les vapeurs de chlore se dégagent aussitôt et au bout de cinq à quinze minutes, le pigment est détruit. On peut suivre à la loupe les progrès de la réaction, de manière à retirer les coupes au moment voulu. La dépigmentation se faisant rapidement, le chlore n'altère point la structure des éléments.

Si l'on applique ce procédé à une tête entière ou à un Insecte

entier, la dépigmentatiom exige de six à douze heures, ce qui n'est pas sans nuire à la bonne conservation des éléments.

Les coupes, lavées à l'eau courante pendant cinq minutes, sont colorées soit à l'hémalun-éosine, soit à l'hémalun-Van Gieson ou encore à l'hématoxyline ferrique seule ou suivie d'une seconde coloration. L'hématoxyline ferrique donne de très belles images, à condition de laisser les préparations au moins trois heures dans la solution d'alun de fer et plus de douze heures dans la solution aqueuse d'hématoxyline.

La méthode à l'argent réduit proposée par Ramon y Cajal (1903) a été employée également. D'après ce procédé, les objets sont placés pendant douze à vingt-quatre heures dans de l'alcool à 90° additionné de 8 gouttes d'ammoniaque pour 100 centimètres cubes. Après un lavage rapide à l'eau distillée, il sont laissés pendant cinq à huit jours dans une solution de nitrate d'argent à 2 pour 100 maintenue à une température égale (38° par exemple). Au bout de ce temps, les pièces sont lavées à l'eau distillée et portées dans le révélateur suivant : Acide pyrogallique 1 gramme, formol 10 centimètres cubes, eau distillée 100. Au bout de vingt-quatre heures, déshydratation à la manière habituelle et inclusion dans la paraffine. Cette méthode nous a bien réussi pour les Diptères; avec d'autres Insectes les résultats sont jusqu'ici restés assez médiocres.

Les rétines traitées par la méthode de Golgi ou de Cajal peuvent, dans le cas d'une imprégnation insuffisante, être passées par le chlore et colorées ensuite comme à l'ordinaire.

La méthode de Bielschowsky [1] nous a très bien réussi pour les trachées, tandis que pour les neurofibrilles le succès a été inégal et parfois négatif. Néanmoins cette méthode est à recommander pour l'étude de la rétine des Insectes et plus spécialement pour l'étude des connexions des rétinules avec le ganglion sous-jacent.

Les dispositions spéciales aux yeux des Insectes nocturnes ont été étudiées :

1. *Anatomischer Anzeiger*, 1906, p. 361.

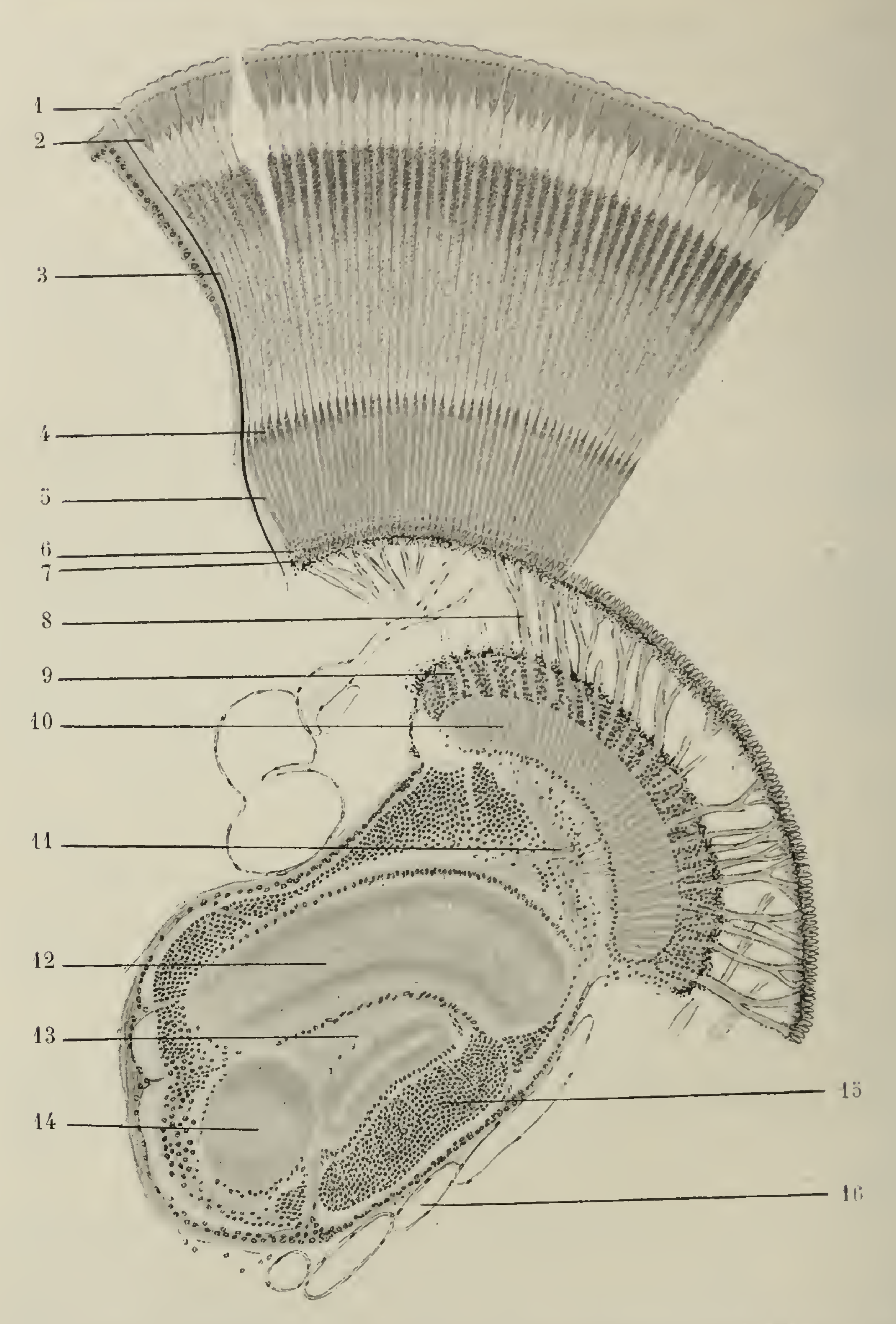


Fig. I. — *Deilephila Euphorbiæ.* — Coupe de l'œil perpendiculaire à la surface, avec le ganglion optique correspondant. × 75.

1, cornée décomposée en cornéules; 2, cônes cristallins; 3, segments étroits des rétinules, avec les cellules pigmentaires intercalaires; 4, zone des noyaux des rétinules; 5, segments épais (cylindro-coniques) des rétinules formant une sorte de palissade; 6, membrane basale ou limitante de la rétine; 7, cellules sous-basales; 8, fibres nerveuses sous-rétiniennes; 9, lame ganglionnaire ou périopticon; 10, zone médullaire externe; 11, chiasma externe; 12, zone médullaire moyenne; 13, chiasma interne; 14, zone médullaire interne; 15, petites cellules périphériques; 16, trachées.

Parmi les Lépidoptères : chez *Deilephila Euphorbiæ*, *Saturnia Pernyi*, *Lasiocampa quercus*, *Phlogophora meticulosa*.

Parmi les Coléoptères : chez *Oryctes rhinoceros*.

Nous avons, à titre de comparaison, examiné encore les organes visuels d'un Lépidoptère diurne (*Vanessa antiopa*).

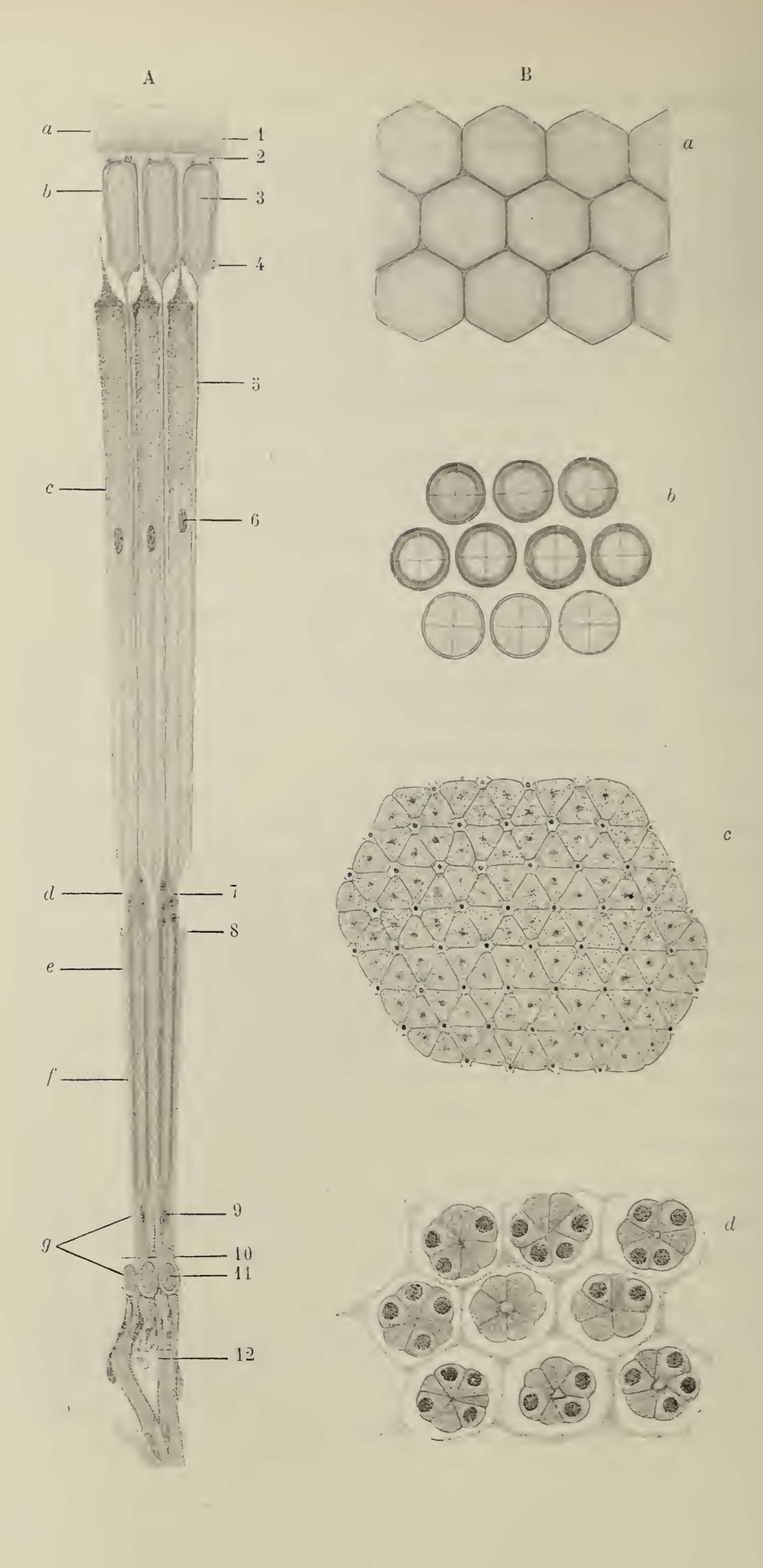
Deilephila Euphorbiæ (Sphingide).

La figure I (coupe perpendiculaire à la surface) donne une vue d'ensemble répondant aux deux cinquièmes environ de la largeur de l'œil. Le ganglion optique est placé en dessous, séparé de la rétine par la basale.

La figure II représente trois ommatidies juxtaposées.

Les cornéules sont plan-convexes. En dessous se voient les quatre cellules cristallogènes formant autour du cône une gaine de même forme. Le chiffre 2 désigne les noyaux de ces cellules. Le cône réfringent, long de 90 μ, se trouve en regard du chiffre 3. Les noyaux figurés au niveau de 4 appartiennent aux cellules pigmentaires placées dans les interstices. Du sommet de la gaine qui entoure chacun des cônes se détache une fibre grêle (f. cristallinienne) qui, pénétrant dans le faisceau rétinulaire, établit la continuité entre l'élément dioptrique et l'élément récepteur[1]. Chaque rétinule est composée de deux parties, l'une superficielle désignée sous le nom de segment étroit ou filiforme répondant au chiffre 5, l'autre profonde, appelée segment épais ou cylindro-conique, placée dans l'intervalle des chiffres 7 et 10. Les cellules intercalaires qui occupent les intervalles des rétinules sont faiblement pigmentées. Leurs noyaux, de forme ovalaire, se voient au niveau de 6. Un prolongement très fin émané de chacune de ces cellules (plus distinct sur la figure V) va s'insérer sur la basale.

1. **Viallanes** (1892) a décrit chez la Langouste quatre prolongements filiformes qui, émanés des cônes cristallins, pénètrent entre les cellules rétinulaires et vont aboutir à la basale. Peut-être y aurait-il un rapprochement à faire entre lesdits prolongements et la fibre souvent fort longue qui, chez les Lépidoptères, établit la continuité entre le cône cristallin et la colonne rétinulaire. Les fibres cristalliniennes séparées chez la Langouste (au nombre de quatre) se seraient chez l'Insecte, fusionnées en un prolongement unique.


A
B
a
1
2
b
3
4
5
c
6
d
7
8
e
f
9
g
10
11
12
a
b
c
d

B (*suite*).

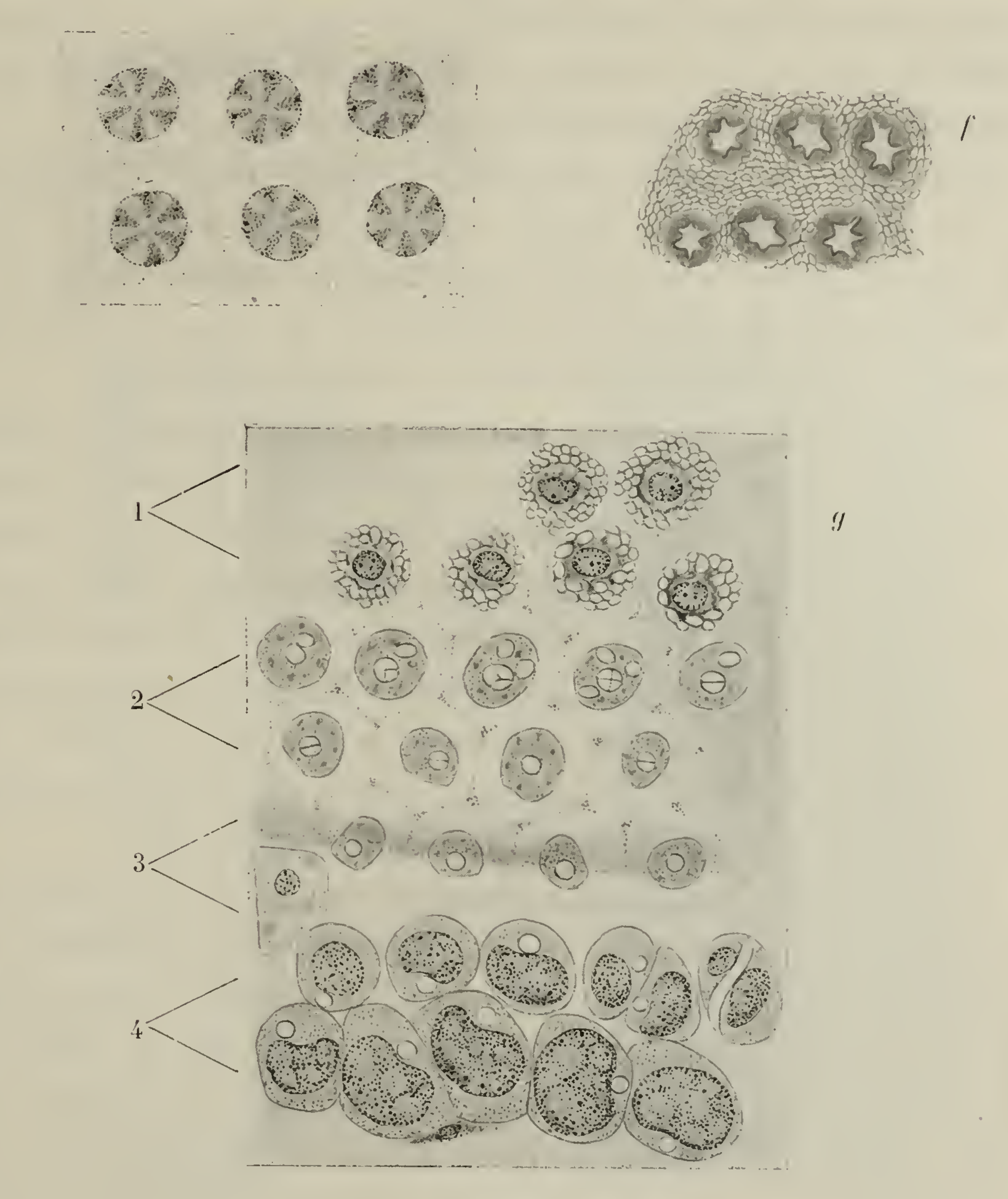


Fig. II. — *Deilephila Euphorbiæ.*

A. — Fragment d'une coupe perpendiculaire. × 200.

1. cornéules; 2, noyaux des cellules de Semper; 3, cônes cristallins; 4, noyaux des cellules pigmentaires de premier ordre; 5, rétinule (segment étroit) renfermant la fibre cristallinienne; 6, noyaux des cellules pigmentaires intercalaires; 7, noyaux des cellules rétinulaires; 8, limite supérieure des pinceaux trachéens; 9, cellules basales; 10 membrane limitante; 11, cellules sous-basales; 12, fibres sous-rétiniennes du ganglion optique.

B. — Coupes transverses pratiquées à divers niveaux, répondant aux lettres placées à gauche de la figure A.

a, cornéules; *b*, cônes cristallins entourés de leurs gaines; *c*, rétinules (segments étroits) apparaissant comme des points foncés entourés chacun de six cellules pigmentaires intercalaires; *d*, cellules rétinulaires sectionnées au niveau de leurs noyaux, au nombre de six dans chaque colonnette; *e*, cellules rétinulaires sectionnées en dessous de leur noyaux montrant les six rhabdomères soudés formant sur la coupe une étoile à six branches; *f*, coupe plus profonde montrant les trachées qui entourent les rétinules; *g*, coupe un peu oblique passant au niveau de la basale : 1, cellules basales placées dans les axes des rétinules entourées par les pinceaux trachéens; 2, rétinules sectionnées en dessous des cellules basales avec les troncs trachéens qui se divisent à ce niveau; 3, pieds des cellules intercalaires; 4, cellules sous-basales traversées par les troncs trachéens ascendants. *a. b. c.* × 372; *d. e. f.* × 744; *g.* × 720.

Remarquons en passant que le segment filiforme est, chez les jeunes nymphes, relativement très court (fig. V). C'est plus tard seulement, vers la fin de la période nymphale, que les rétinules atteignent leur hauteur définitive.

Les deux corps cylindro-coniques figurés entre les chiffres 7 et 10 sont composés chacun de six cellules. Ces cellules (c. visuelles) ont leurs noyaux groupés en regard du chiffre 7. Le rhabdome qui est noyé à l'intérieur de la colonnette peut être plus aisément démontré sur les coupes transverses.

Les grains pigmentaires sont, tant dans les cellules rétinulaires que dans les éléments intercalaires, beaucoup moins abondants chez les nocturnes que chez les diurnes. On constate au surplus (**Exner** 1889, **Micheline Stefanowska** 1890) que, si l'œil a été exposé à la lumière avant le moment de la fixation, le pigment décomposé en gouttelettes huileuses est répandu à l'intérieur d'une manière uniforme, tandis que, si l'œil a été placé dans l'obscurité, le pigment paraît accumulé en dessous des cônes, laissant les parties profondes à découvert.

Les éléments fusiformes dessinés fig. 2, A, au niveau du chiffre 9 et fig. III en regard du chiffre 2, sont considérés par quelques auteurs comme des cellules visuelles proximales, retirées secondairement à l'intérieur du faisceau. Peut-être pourrait-on leur attribuer plutôt une fonction de nutrition. Ces éléments, qui se placent parfois en dehors des rétinules (par ex. chez *Vanessa antiopa*), seront, pour ne rien préjuger, désignés sous le nom de *cellules basales*.

La limitante (10), appelée aussi membrane basale ou fenêtrée, est une formation cuticulaire. Peut-être les cellules intercalaires dilatées en forme de pied pendant la période nymphale (fig. V) jouent-elles un rôle dans la sécrétion de cette lame.

Les cellules désignées par le chiffre 11 (*c. sous-basales*), volumineuses, disposées sur une assise, n'appartiennent plus à la rétine, mais à la couche périphérique du ganglion. Nous verrons, en étudiant les coupes transverses, que chacune de ces cellules est traversée de part en part par un tronc trachéen ascendant. (Voyez p. 276 et 287.)

Les rétinules (segments épais) sont, à quelque distance au-dessus de la basale, enveloppées de trachées très fines et très nombreuses, toutes de même grosseur, à direction longitudinale, disposées en houppes ou en pinceaux. Issus des troncs plus forts qui traversent la limitante (fig. IV), les pinceaux

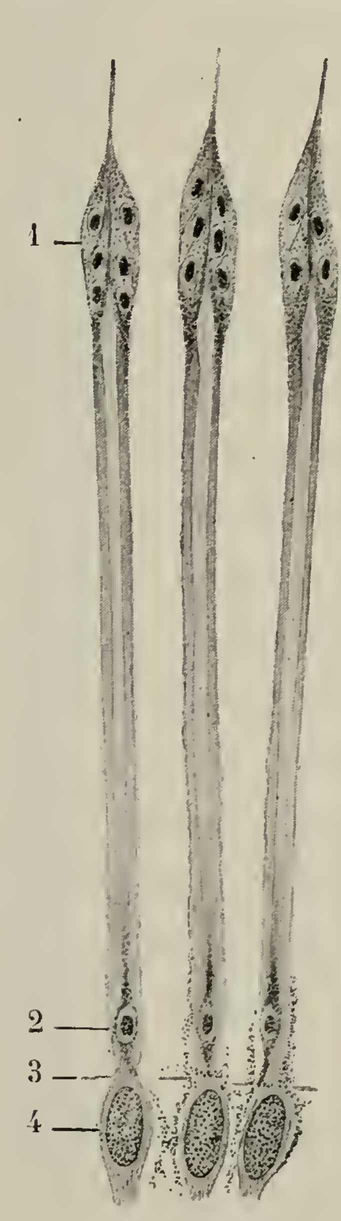


Fig. III. — *Deilephila Euphorbiæ*. — Trois rétinules de l'Insecte adulte (segments épais) Coupe verticale.

1, partie renflée renfermant les noyaux; 2, cellules basales; 3, membrane basale; 4, cellules sous-basales. × 310.

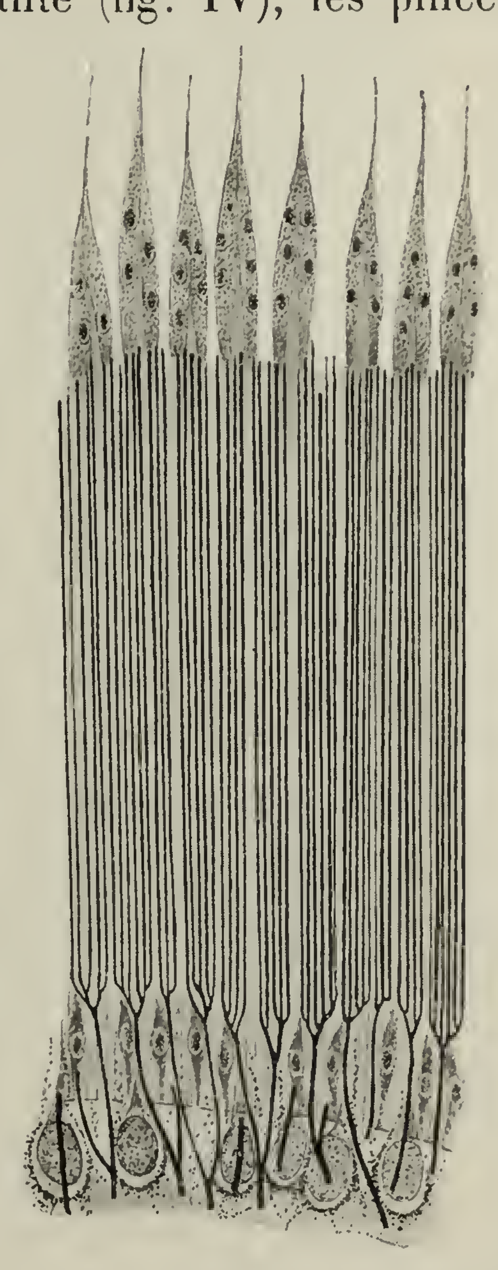


Fig. IV. — *Deilephila Euphorbiæ*, peu avant l'éclosion. Coupe verticale montrant les segments épais et les trachées. × 280. Les pinceaux trachéens ont été colorés par la méthode de Bielschowsky.

trachéens ne remontent pas jusqu'au haut des segments cylindro-coniques, mais s'arrêtent à une ligne bien délimitée (fig. II, A, chiffre 8). Il y a à ce niveau, d'après Hesse (1901), une membrane mince étalée parallèlement à la basale. Cette lame, d'aspect réticulé, propre aux espèces nocturnes, paraît constituée par de fines expansions des gaines trachéennes, anastomosées en un réseau.

L'ensemble de ces dispositions constitue un *tapetum rétinien*

comparable au tapetum choroïdien des Mammifères nocturnes. Les cellules plates, remplies de cristalloïdes, superposées en plusieurs assises, qui, chez le Chat, servent à renvoyer la lumière, sont, dans l'œil du Sphinx, remplacées par les pinceaux trachéens remplis d'air[1] fonctionnant eux aussi comme un miroir réflecteur. La réflexion de la lumière sur le fond de la rétine est favorisée d'autre part par la migration du pigment du côté de la surface.

Les coupes transverses (fig. II, B) répondent aux plans de la coupe verticale désignés par les lettres *a b c d e f g*.

En *a* se voient les cornéules régulièrement hexagonales. Les cônes cristallins *b* montrent leurs quatre segments réfringents disposés en croix, entourés d'une mince couche cytoplasmique. Le dessin *c* montre les cellules intercalaires en forme de prismes à trois faces, réunies par groupes de six, formant autour de la rétinule (segment étroit) une figure hexagonale parfaitement régulière. On voit encore que chacune de ces cellules se trouve en contact avec trois rétinules, appartenant ainsi à trois systèmes. La rétinule (segment étroit) apparaît comme un point foncé (coloré en violet par l'hémalun) au milieu d'un cercle clair.

La coupe *d* montre les rétinules sectionnées dans la région des noyaux. Les cellules visuelles sont, comme on voit, au nombre de six dans chacun des faisceaux.

La coupe *e* permet d'apprécier la structure du rhabdome. Soudés dans leur partie centrale, les rhabdomères forment une colonnette cannelée sur son pourtour. Les parties grisâtres logées à l'intérieur des cannelures répondent aux parties non différenciées du cytoplasme.

La coupe *f* a sectionné la rétine dans la zone des trachées. Celles-ci, extrêmement serrées, forment autour de chaque rétinule plusieurs rangées concentriques. Les rhabdomes offrent à ce niveau des cannelures moins profondes.

La coupe *g* (un peu oblique), passant au niveau de la basale, est surtout instructive au point de vue de la structure de la réti-

1. L'air, par le fait qu'il est emprisonné au milieu d'éléments baignés de liquide, est, à cause de son faible indice de réfraction, spécialement approprié à la réflexion des rayons lumineux (**Exner**).

nule dans sa partie terminale. On voit que cette formation disparaît pour ainsi dire (se dissocie) au-dessus de la basale et n'est plus représentée à ce niveau que par deux sortes

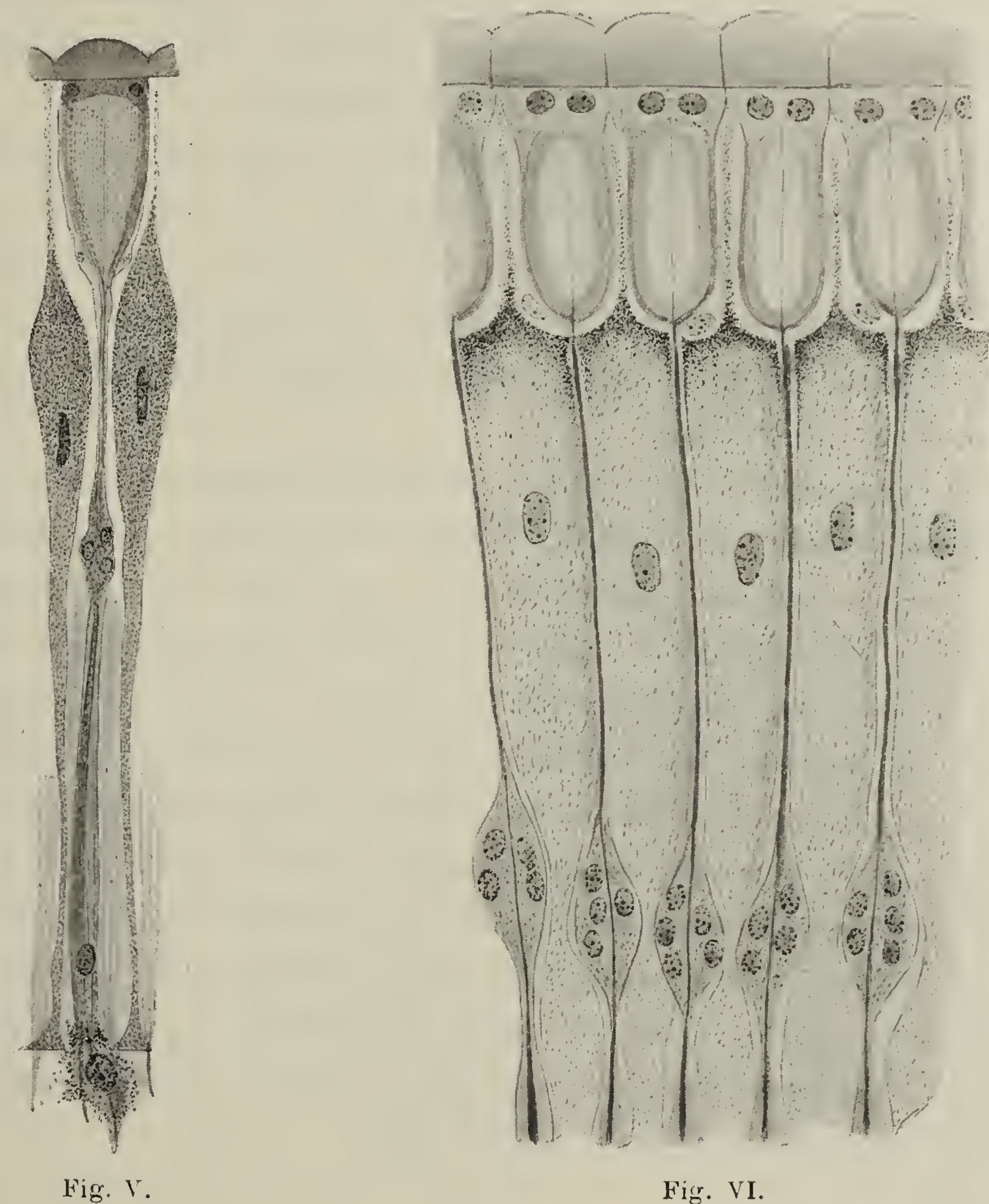


Fig. V. Fig. VI.

Fig. V. — *Deilephila Euphorbiæ*, nymphe jeune. Coupe perpendiculaire montrant une ommatidie et deux cellules intercalaires en voie de développement, × 310.

Le segment étroit de la rétinule est beaucoup moins long que chez l'adulte. Ce segment qui, dans la figure II, A, répond aux trois cinquièmes de la hauteur, compte dans la figure V tout au plus pour un tiers. La rétine, moins épaisse que celle de l'adulte devra donc s'épaissir encore.

Le segment épais montre, au lieu de l'épaisseur uniforme qu'il aura plus tard, une partie renflée répondant aux noyaux et une partie amincie faisant suite à celle-ci.

Le noyau de la cellule basale est arrondi et bien distinct. Les cellules intercalaires, bien plus courtes que celles de l'adulte, ne remplissent pas exactement les interstices des rétinules. Leur prolongement proximal, plus épais que celui de l'imago, se termine au niveau de la basale par un pied plus large et plus distinct.

Fig. VI. — *Deilephila Euphorbiæ*, nymphe un peu plus âgée (18 mai). × 412.

La figure VI, bien qu'empruntée à une nymphe un peu plus âgée, présente encore au niveau des noyaux une partie renflée, fusiforme, et en dessous de celle-ci une partie amincie nettement dessinée. Les cellules intercalaires, plus larges que celles de la figure 5, se rapprochent davantage de la forme adulte.

d'éléments : une cellule placée au centre de la colonnette (c. basale) et des fibres nerveuses disposées en un cercle. Ces fibres (axones rétinulaires), en nombre correspondant à celui des cellules visuelles, ont été observées plus nettement encore chez *Vanessa antiopa*. Les rétinules, rétrécies à ce niveau, sont, chez *Deilephila*, enveloppées par les trachées.

La même coupe (chiffre 4) montre les cellules sous-basales ou périphériques du ganglion. Chacune de ces cellules est, comme on voit, *traversée par le tronc trachéen ascendant*[1]. Le noyau, granuleux, coloré en violet par l'hémalun, est, dans quelques-unes d'entre elles, replié (moulé pour ainsi dire) autour du tronc trachéen.

Nous verrons tout à l'heure, à propos de *Vanessa antiopa*, que les fibres nerveuses (axones) issues de chacune des rétinules traversent la cellule sous-basale en sens inverse. Ces dispositions très particulières (encore inédites) existent vraisemblablement chez les Lépidoptères en général. Le tronc trachéen ascendant, unique au moment où il traverse la basale, se ramifie au-dessus de celle-ci. Les fibres nerveuses traversent de même la cellule sous-basale sans s'arrêter à l'intérieur[2]. Leur faisceau, reconstitué en dessous de cette cellule, fait partie des fibres dites sous-rétiniennes. C'est plus profondément, au niveau de la lame ganglionnaire (périopticon de Hickson), que ces fibres s'écartent les unes des autres et affectent de nouveaux rapports (voir les travaux de **Vigier**, 1908-1909).

Saturnia Pernyi (Bombycide).

Les yeux de ce Bombyx se distinguent par la longueur extraordinaire des segments filiformes des rétinules. Le segment filiforme qui, chez *Macroglossa stellatarum*, répond à la moitié

1. Des cellules nerveuses, traversées de part en part par une trachée, ont été signalées par **Rina Monti** (1913, p. 377), dans les ganglions de l'Hydrophile.

2. Ce fait semble prouver que les cellules sous-basales ne sont pas de nature nerveuse, mais servent plus spécialement à soutenir les troncs trachéens. Chez les Diptères (Muscides), où les trachées intra-rétiniennes sont remplacées par des sacs aériens beaucoup plus vastes, la couche des cellules sous-basales est entièrement absente.

de l'épaisseur de la rétine (voir la figure publiée par **Hesse**, 1901) et, chez *Deilephila Euphorbiæ*, environ aux trois cinquièmes, fait, chez *Saturnia Pernyi* adulte, plus des deux tiers de la hauteur.

Les cornéules sont plan-convexes comme celles de *Deilephila* (voir figure XVII, p. 303). Les cônes cristallins ont eux aussi le même aspect (forme de shrapnell). Il y a ici encore quatre (rarement cinq) noyaux aplatis placés entre la cornéule et le cône, répondant aux cellules de Semper, et, près du sommet du cône, quatre autres noyaux répondant aux cellules pigmentaires de premier ordre. Ces noyaux irrégulièrement alignés, sont situés superficiellement à la surface de la gaine qui entoure le cône. Du sommet de la gaine se détache, comme chez *Deilephila*, une fibre cristallinienne. Cette fibre, rendue plus distincte par l'hématoxyline ferrique, pénètre dans le segment étroit et disparaît à l'intérieur.

Les rétinules sont formées de sept (parfois de huit) cellules. Les noyaux de ces cellules sont, comme chez *Deilephila Euphorbiæ*, placés au haut du segment épais et chevauchent quelque peu les uns au-dessus des autres.

Le rhabdome, cannelé dans le sens de la longueur, offre sur la coupe transverse l'aspect d'une étoile à sept ou huit branches noyée dans un cytoplasme granuleux.

Il y a, dans chaque colonnette, une cellule basale placée près de la membrane, dans le prolongement de l'axe. Les axones rétinulaires, au nombre de sept ou huit, se voient, autour de la cellule basale, disposés en un cercle.

Les pinceaux trachéens, aussi touffus que ceux de l'espèce précédente, forment autour de chaque rétinule plusieurs couches concentriques.

Les cellules intercalaires, relativement très grandes, faiblement pigmentées, renferment chacune un noyau unique, ovalaire, placé un peu en dessous des cônes. Vues en coupe transverse (fig. 7, *b*), ces cellules, réunies par groupes de six, forment autour de chaque rétinule (segment étroit) un dessin géométrique d'une régularité parfaite. Chacune de ces cellules appartient ici encore à trois systèmes. La fibre cristallinienne apparaît dans l'axe de chaque rétinule comme un point foncé

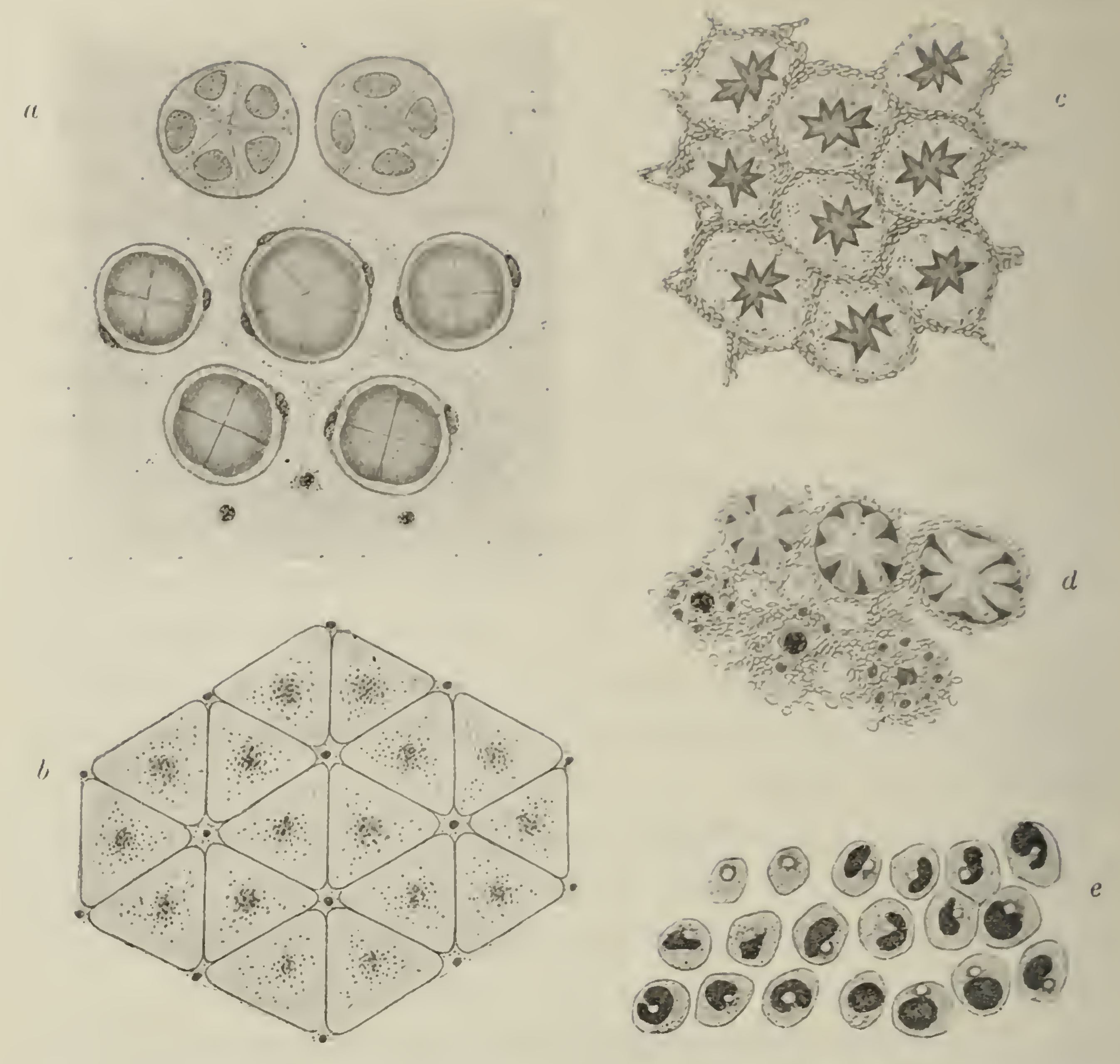


Fig. VII. — *Saturnia Pernyi*, nymphe ♀. — Fixation par le liquide de Bouin. Dépigmentation au moyen du chlore. Coupes transverses de l'œil. × 720 :

Coupe a, au niveau des cellules de Semper et des cristallins. — L'ommatidie placée à gauche en haut présente par exception cinq cellules de Semper au lieu de quatre. Le cristallin placé au centre de la figure offre lui aussi cinq segments juxtaposés. Les noyaux accolés aux gaines cristalliniennes appartiennent aux cellules pigmentaires de premier ordre. Il y a probablement pour chaque ommatidie quatre cellules de ce genre. Toutefois, les noyaux se trouvant à différents niveaux, il est difficile de les compter exactement.

Coupe b, au niveau des segments filiformes des rétinules. — Les rétinules apparaissent au milieu des cellules intercalaires comme de petites étoiles à six branches. Le point foncé (coloré en violet par l'hémalun) qui occupe le centre de chaque étoile répond vraisemblablement à la fibre cristallinienne. Les cellules intercalaires forment autour de chaque rétinule un dessin hexagonal d'une symétrie parfaite. Chacune de ces cellules appartient, comme on voit, à trois systèmes.

Coupe c, au niveau des segments épais des rétinules. — Le rhabdome apparaît dans chacune des rétinules sous l'aspect d'une étoile à sept ou huit branches plus ou moins régulières. [Le nombre des cellules rétinulaires est mal défini chez cette espèce]. Les interstices des colonnettes sont occupés par des trachées très fines (coupées en travers) à peu près toutes de même grosseur.

Coupe d, au niveau de la partie profonde de la rétine, au voisinage de la basale. — Les colonnettes rétinulaires placées au haut du dessin montrent trois rhabdomes sectionnés en travers, l'un avec six, le deuxième avec sept, le troisième avec huit branches incomplètement divisées. Les parties foncées correspondent au cytoplasme. Les colonnettes placées en bas font voir la cellule basale (les deux de gauche sectionnées au niveau du nucléus) et à la périphérie, sous l'aspect de sept ou huit points grisâtres, les axones issus des cellules visuelles, au moment où ils vont traverser la basale. Les intervalles des colonnettes sont, comme dans la coupe *c*, occupés par les trachées.

Coupe e, au niveau des cellules sous-basales (Papillon ♀ fraîchement éclos). — Cette coupe montre 19 cellules sous-basales, dont 17 avec leur noyau. Chacune de ces cellules est traversée par un tronc trachéen ascendant, semblable à un petit cercle blanc, parfois entouré par le noyau. Ces troncs trachéens qui vont traverser la basale sont ceux qui, au-dessus de cette membrane, fournissent les pinceaux ou houppes du tapetum.

(coloré en violet par l'hémalun) noyé dans une substance claire. Celle-ci forme sur la coupe une étoile à six branches comprise entre les sommets des six cellules intercalaires.

Les cellules sous-basales, disposées sur une assise, sont, comme chez l'espèce précédente, traversées de part en part par les trachées ascendantes, qui, au-dessus de la basale, vont former les pinceaux.

Lasiocampa quercus (Bombycide).

Les cornéules sont plan-convexes. La cornée, assez épaisse, se continue autour de l'œil avec une capsule chitineuse de même épaisseur (colorée en jaune par le liquide de Van Gieson). Les cônes cristallins sont, comme chez les espèces précédentes, taillés en forme de shrapnell. Les noyaux de Semper, de forme aplatie, se voient entre la cornéule et le cône. Les noyaux des cellules pigmentaires de premier ordre (probablement au nombre de quatre) sont placés les uns à mi-hauteur des cônes, les autres un peu plus bas.

La rétine est ici encore composée de deux zones : les segments filiformes, superficiels, répondant environ aux trois cinquièmes de la hauteur; les segments épais (cylindro-coniques), profonds, répondant à peu près aux deux cinquièmes. Le segment étroit, un peu renflé dans sa partie supérieure, se continue directement avec la gaine qui entoure le cône ; une fibre cristallinienne se voit vaguement à l'intérieur. Les segments épais forment une palissade régulière garnissant le fond de l'œil. Les noyaux se trouvent, comme chez les genres précédents, dans la partie supérieure du segment épais. Il y a dans les interstices des pinceaux trachéens serrés et touffus.

Les cellules basales se trouvent à l'intérieur des rétinules. Les cellules sous-basales, de figure allongée, forment une assise unique en dessous de la membrane. Le pigment est accumulé au niveau des cônes (dans les interstices) et en dessous de ces derniers.

Les coupes transverses montrent, comme chez les espèces précédentes, les cellules intercalaires en forme de triangles (prismes à trois faces) disposées par groupes de six autour des

segments étroits des rétinules; chaque cellule appartient ici encore à trois systèmes. Le rhabdome se voit dans le segment épais sous forme d'une étoile à sept branches. Sept petits cercles clairs placés dans les cannelures (visibles sur les coupes passant près de la basale) répondent aux sept axones descendants. Les cellules sous-basales sont traversées par les trachées. On remarque au milieu des cellules sous-basales (et surtout en dessous de celles-ci) de nombreux noyaux beaucoup plus petits avec de petits granules foncés accolés à la face profonde de leur membrane; ces noyaux, très caractéristiques, appartiennent vraisemblablemant au stroma névroglique.

Phlogophora meticulosa (Noctuelle).

Tandis que les yeux de *Deilephila*, *Saturnia* et *Lasiocampa* sont construits sur le même type, ceux de *Phlogophora* diffèrent par un trait essentiel. La rétine (fig. VIII) comprend ici encore un segment épais profond et un segment filiforme superficiel (ce dernier répond aux deux tiers de la hauteur), seulement les noyaux des cellules visuelles, au lieu d'être groupés au haut des segments épais, se trouvent dans les segments étroits, un peu en dessous des cônes [1]. Ces noyaux, au nombre de sept pour chaque rétinule, sont espacés les uns au-dessus des autres. La rétinule (segment étroit) est légèrement renflée à ce niveau. Les noyaux des cellules intercalaires se trouvant à peu près à la même hauteur (un peu plus profondément), il y a dans la rétine une *zone des noyaux* placée au-dessus du milieu, un peu en dessous des cristallins.

L'œil de *Phlogophora* offre d'autres particularités. La coupe verticale colorée à l'hémalun-éosine montre, peu au-dessus de la basale, une bande rose d'épaisseur uniforme. Cette bande, placée au-dessus des cellules basales, répond à une disposition spéciale des pinceaux trachéens, très serrés à ce niveau. Les sommets

1. Nous décrirons tout à l'heure une disposition analogue chez *Oryctes rhinoceros*, avec cette différence que chez ce Scarabée la rétinule se renfle en forme de massue dans sa partie supérieure. Une rétine ayant ses noyaux groupés au voisinage des cristallins s'observe, d'après Grenacher (1879), chez *Liparis salicis* (Bombycide), *Euprepia caja* (Bombycide) et *Triphæna pronuba* (Noctuelle).

des segments épais sont de forme conique, comme chez les espèces précédentes, mais plus allongés et étirés. On remarque

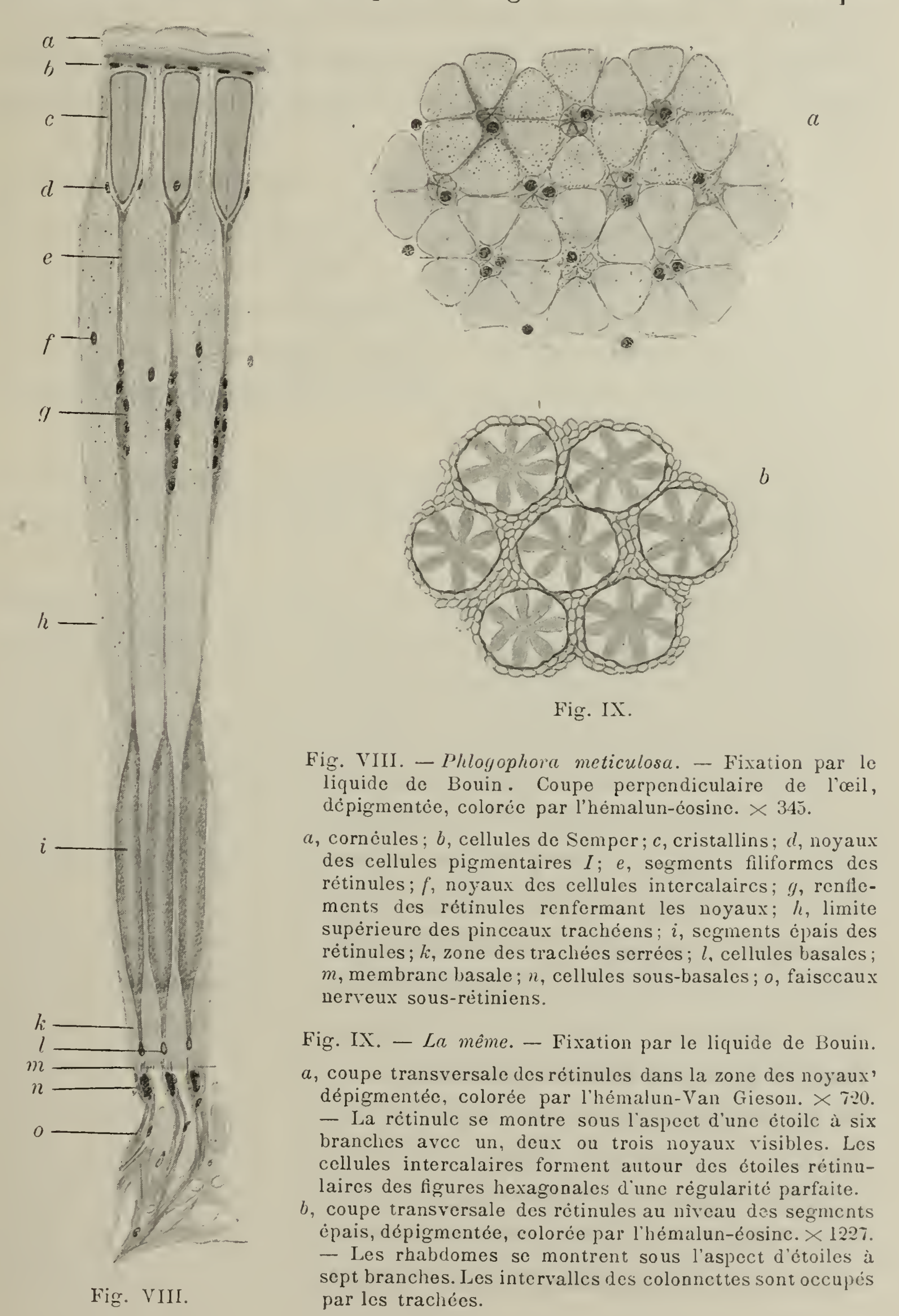


Fig. VIII.

Fig. IX.

Fig. VIII. — *Phlogophora meticulosa.* — Fixation par le liquide de Bouin. Coupe perpendiculaire de l'œil, dépigmentée, colorée par l'hémalun-éosine. × 345.

a, cornéules; *b*, cellules de Semper; *c*, cristallins; *d*, noyaux des cellules pigmentaires *I*; *e*, segments filiformes des rétinules; *f*, noyaux des cellules intercalaires; *g*, renflements des rétinules renfermant les noyaux; *h*, limite supérieure des pinceaux trachéens; *i*, segments épais des rétinules; *k*, zone des trachées serrées; *l*, cellules basales; *m*, membrane basale; *n*, cellules sous-basales; *o*, faisceaux nerveux sous-rétiniens.

Fig. IX. — *La même.* — Fixation par le liquide de Bouin.

a, coupe transversale des rétinules dans la zone des noyaux' dépigmentée, colorée par l'hémalun-Van Gieson. × 720. — La rétinule se montre sous l'aspect d'une étoile à six branches avec un, deux ou trois noyaux visibles. Les cellules intercalaires forment autour des étoiles rétinulaires des figures hexagonales d'une régularité parfaite.
b, coupe transversale des rétinules au niveau des segments épais, dépigmentée, colorée par l'hémalun-éosine. × 1227. — Les rhabdomes se montrent sous l'aspect d'étoiles à sept branches. Les intervalles des colonnettes sont occupés par les trachées.

un peu au-dessus de ces sommets une ligne violacée parallèle à la basale, épaisse de quelques μ, offrant un aspect réticulé. Cette ligne, bien que placée plus haut, rappelle quelque peu celle qui,

chez les Sphingides, marque la limite supérieure des pinceaux trachéens. Le segment étroit, légèrement renflé au-dessous du cristallin, se continue nettement avec la gaine de celui-ci. A l'intérieur se voit une (ou plusieurs?) fibre colorée en violet par l'hémalun, légèrement ondulée, prolongée à travers le segment épais à peu près jusqu'à la basale.

Les cônes, un peu plus allongés que ceux de *Deilephila*, sont en forme de shrapnell. La gaine, un peu épaissie en dessous du sommet du cristallin, émet un prolongement conique (composé de quatre pièces). Ce prolongement, coloré en violet par l'hémalun, pénètre dans la rétinule légèrement dilatée à ce niveau. C'est de ce prolongement que se détache la (ou les) fibre cristallinienne déjà mentionnée.

Les noyaux des cellules pigmentaires de premier ordre se voient dans les interstices des cristallins à peu près à mi-hauteur de ces derniers.

Les cellules intercalaires ont, comme chez les espèces précédentes, la forme de prismes à trois faces. Une coupe transverse passant par la zone des noyaux (fig. IX, *a*) nous a montré les rétinules (segments étroits) sous l'aspect de petites étoiles régulièrement espacées, avec un, deux ou trois noyaux, et autour de celles-ci les cellules intercalaires disposées par groupes de six. Ces éléments donnent lieu ici encore à des figures géométriques (hexagones) d'une régularité parfaite.

Sur une coupe plus profonde (fig. IX, *b*) les rhabdomes apparaissent sous l'aspect de jolies étoiles à sept branches prolongées jusqu'à la surface de la colonne. Les rétinules étant très rapprochées à ce niveau (les interstices très étroits), les trachées du tapetum n'offrent que deux ou trois assises. La bande rose signalée ci-dessus se montre sur la section transverse comme presque uniquement constituée par les trachées. Les rétinules étant très rétrécies au niveau de cette bande, les pinceaux trachéens qui remplissent leurs insterstices sont naturellement d'autant plus gros.

Les cellules basales se trouvent dans les axes des rétinules. Chaque rétinule, atténuée en pointe, aboutit à la cellule basale correspondante et paraît se continuer avec celle-ci.

Les cellules sous-basales sont, comme chez les espèces précédentes, traversées par un tronc trachéen ascendant. La division commence de suite après (en dessous de la basale), ou même à l'intérieur de la cellule. C'est toutefois au-dessus de la basale, comme chez *Deilephila*, que se montre la ramification multiple donnant lieu aux pinceaux.

Vanessa antiopa, vulg. morio (Lépid. diurne).

La coupe verticale empruntée au Papillon d'un jour (fig. X), fixée par le liquide de Bouin, dépigmentée, traitée par l'hématoxyline ferrique et l'éosine, offre les particularités suivantes.

Les cornéules, plan-convexes, sont d'un noir presque uniforme. Quelques poils sont insérés dans leurs interstices. Les cellules de Semper (on en voit deux par ommatidie sur la coupe verticale) sont séparées de la cornéule correspondante par une cupule remplie d'une substance claire. Les cristallins, écartés les uns des autres, ne sont pas en forme de shrapnell, mais régulièrement coniques. Leur sommet, atténué en pointe, se continue avec une fibre cristallinienne très apparente, colorée en noir.

Les cellules pigmentaires de premier ordre, au nombre de deux pour chaque ommatidie, appliquées à la face externe de la gaine cristallogène, jouant le rôle d'un iris, ont leurs noyaux disposés à peu près sur une ligne.

La rétinule diffère de celle des espèces nocturnes en ce que, au lieu de présenter un segment étroit, elle est déjà renflée presque immédiatement en dessous des cônes. Les noyaux qui se trouvent assez près du sommet de la colonnette (au niveau du deuxième quart), au nombre de sept par rétinule, sont fortement espacés. La rétinule, un peu renflée à ce niveau, offre de légères bosselures répondant à ces noyaux. La rétinule entière est teintée d'un rose jaunâtre. Les noyaux ressortent en noir sur un cytoplasme clair finement granulé.

Chaque rétinule est parcourue du haut en bas par une fibre cristallinienne d'épaisseur uniforme. Issue du sommet du cône, cette fibre se termine au-dessus de la basale par un petit renfle-

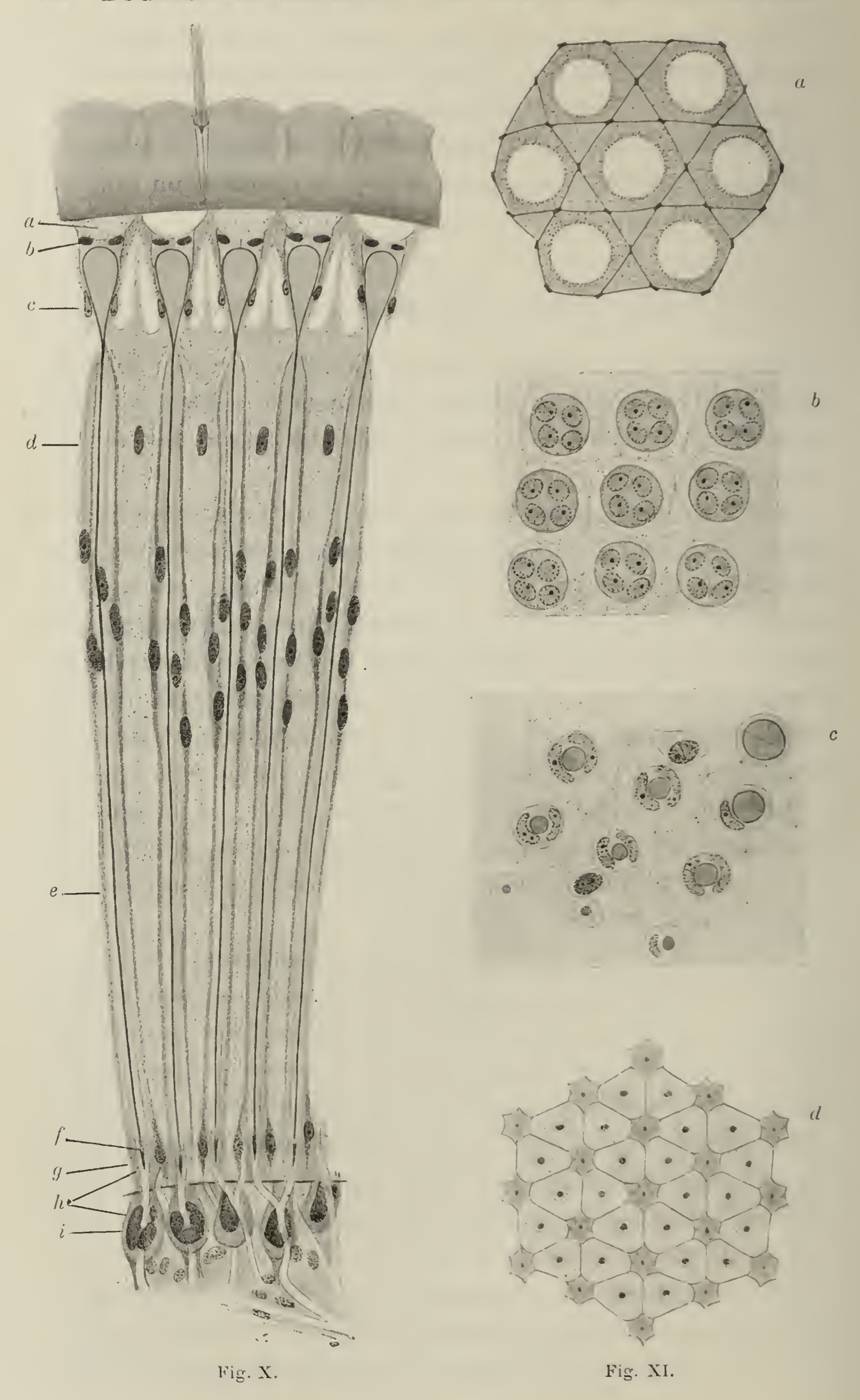


Fig. X.

Fig. XI.

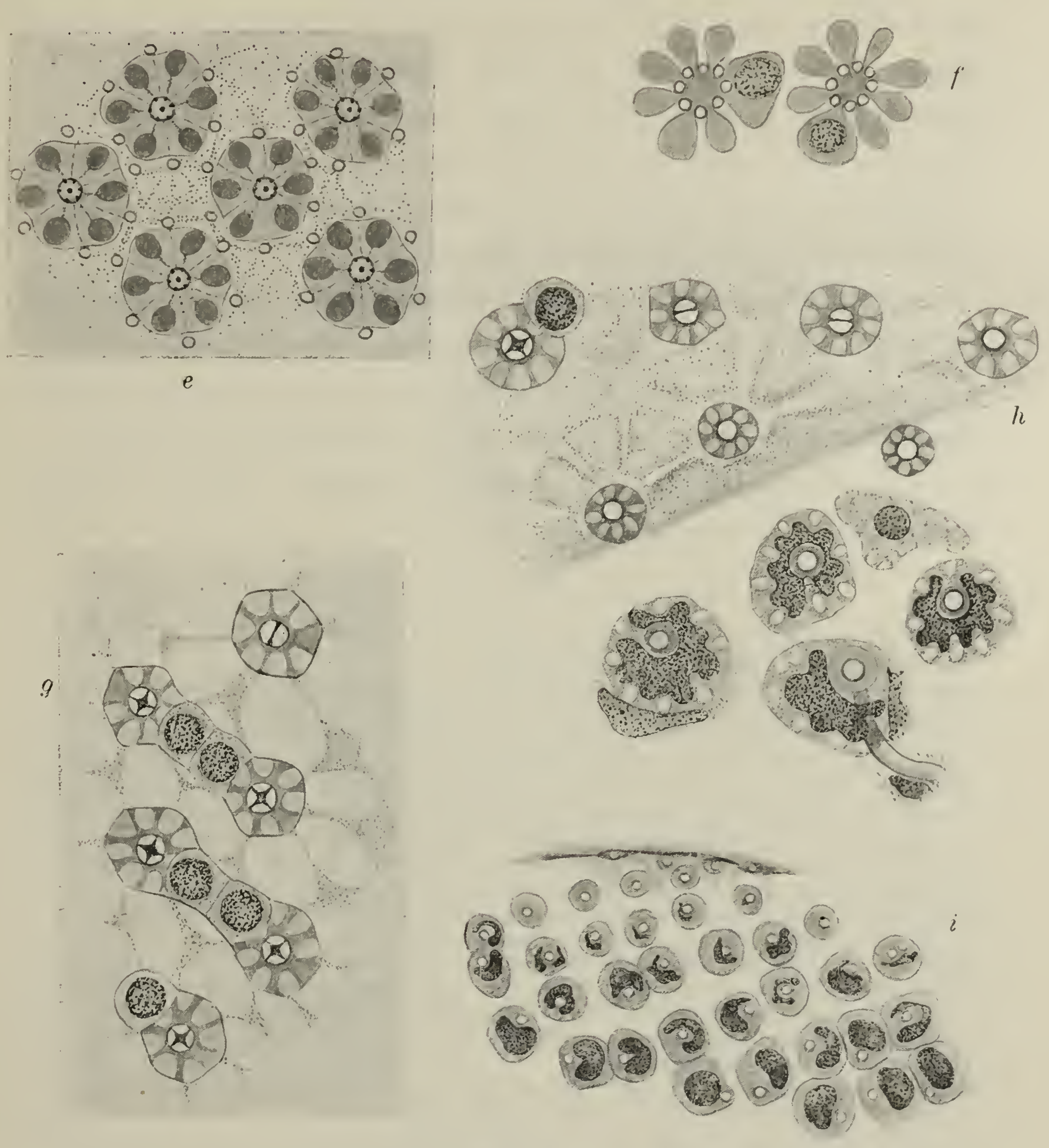


Fig. XI (*suite*).

Fig. X. — *Vanessa antiopa*. — Papillon d'un jour. Tête fixée par le liquide de Bouin. Coupe perpendiculaire dépigmentée, colorée par l'hématoxyline ferrique et l'éosine. × 410.

Fig. XI. — *La même*. — Papillon d'un jour. Fixation par le liquide de Bouin. Coupes transversales dépigmentées, correspondant aux niveaux de la figure 10 indiqués par les lettres *a b c d e f g h i*.

Coupe a. — Sept ommatidies sectionnées au niveau des cupules sous-cornéennes. Hématoxyline ferrique et éosine. × 720. Les interstices sont comblés par les cellules pigmentaires I et II.

Coupe b. — Neuf ommatidies sectionnées au niveau des cellules de Semper. Hémalun et liq. de van Gieson. × 720.

Coupe c. — Niveau des cristallins. Hémalun et liq. de van Gieson. × 720. Les noyaux accolés aux cristallins appartiennent aux cellules pigmentaires de premier ordre. Les figures hexagonales qui circonscrivent les différents groupes répondent aux bouts supérieurs des cellules pigmentaires de deuxième ordre. Les deux cellules placées hors de rang représentent probablement des cellules pilifères.

Coupe d. — Dix-neuf rétinules sectionnées au niveau des noyaux des cellules intercalaires. Hémalun-éosine. × 547. Les rétinules se montrent sous l'aspect de petites étoiles à six branches. Le point foncé situé à leur centre répond à la fibre cristallinienne. Les

ment atténué en pointe. En dessous de ce renflement se voit un espace clair répondant au tronc trachéen ascendant. Celui-ci reste indivis pendant un temps très court, puis donne des branches (six à huit par rétinule) qui se portent à l'extérieur de la colonnette et suivent de bas en haut la surface de celle-ci.

Il n'y a pas de pinceaux trachéens.

Les cellules intercalaires, relativement assez larges, s'étendent du haut en bas de la rétine des espaces intercristalliniens à la basale. Leurs noyaux, de forme allongée (un pour chaque cellule), placés sur une ligne, se voient un peu en dessous des cônes.

Les cellules basales ne sont pas, comme chez les espèces

Suite de la légende de la figure XI.

cellules intercalaires disposées par groupes de six forment autour de chaque rétinule un dessin hexagonal d'une remarquable élégance.

Coupe e. — Six rétinules sectionnées à peu près à mi-hauteur. Hémalun-éosine. × 1 350.
Chaque colonnette (rétinule) est formée de six cellules. Au centre se voit l'espace clair dans lequel chemine la fibre cristallinienne. Celle-ci se montre sous l'aspect d'un point violet. Le rhabdomère contenu dans chacune des six cellules comprend une partie périphérique large (ovoïde sur la coupe) et une partie interne étroite (linéaire). La partie interne aboutit à un point foncé qui proémine dans l'espace clair central et représente vraisemblablement un bâtonnet marginal (Randstift). Les trachées au nombre de six (parfois de sept ou huit) pour chaque rétinule, cheminent en dehors de celles-ci. Placées symétriquement, elles répondent assez exactement aux limites des cellules.

Coupe f. — Deux rétinules sectionnées un peu au-dessus de la basale (Bichromate de potasse et sublimé. Hémalun et liq. de Van Gieson). × 1 840.
Chacune des rétinules montre distinctement six branches occupées par les rhabdomères sans trace de cytoplasme périphérique. Les deux parties plus larges, renfermant un noyau répondent à deux cellules basales placées excentriquement (accolées à la surface). Les petits cercles clairs disposés autour du centre (au nombre de six à huit) répondent aux troncs trachéens ascendants.

Coupe g. — Six rétinules sectionnées immédiatement au-dessus de la basale, cinq d'entre elles avec une cellule basale accolée à la surface. Hémalun et liq. de Van Gieson × 1 227.
L'espace clair placé au centre de la rétinule, divisé en quatre (ou en deux) répond à la bifurcation du tronc trachéen ascendant. La petite croix foncée qui (dans cinq des rétinules) occupe le centre de l'espace clair répond, comme le montre la coupe perpendiculaire (fig. XI, *f*), au renflement terminal de la fibre cristallinienne. Cette fibre, bien visible sur les préparations à l'hématoxyline ferrique, se termine en effet à l'endroit précis où le tronc trachéen se bifurque. Les espaces clairs que l'on voit à la périphérie de la rétinule (au nombre de huit) paraissent en rapport avec les axones (voir la coupe *h*). Les mailles larges, plus ou moins irrégulières, qui occupent les intervalles répondent aux cellules intercalaires qui, contrairement à ce qu'on observe chez les Nocturnes, sont encore assez larges à ce niveau.

Coupe h. — Coupe un peu oblique passant au niveau de la basale, empruntée à une nymphe. (Hémalun et liq. de Van Gieson). × 1 227.
La figure montre sept rétinules sectionnées au niveau de la basale et dans sa partie inférieure des cellules sous-basales. Des cinq rétinules, une montre le tronc trachéen divisé en quatre, deux le tronc trachéen bifurqué et quatre le tronc trachéen encore indivis. Une cellule basale placée excentriquement est accolée à l'une d'elles. Les espaces clairs répondant aux axones sont dans chaque rétinule au nombre de huit. Le dessin polygonal (à peine esquissé) qui remplit les interstices répond aux pieds des cellules intercalaires.

Coupe i. — Coupe passant immédiatement sous la basale, empruntée à un Papillon d'un jour; dépigmentée. × 720.
La figure montre la basale avec deux trachées qui la traversent et 35 cellules sous-basales, chacune avec son tronc trachéen. Les cellules de la première rangée ont été sectionnées au-dessus de leur noyau.

précédentes, situées dans l'axe des colonnettes, mais à l'extérieur de celles-ci, accolées à la surface. Les cellules sous-basales sont relativement volumineuses, en forme d'ovoïdes allongés, de couleur foncée.

Observée sur la coupe transverse (fig. XI, *e*), la rétinule se montre formée de six cellules juxtaposées, laissant entre elles un petit espace clair cylindrique. Chacune de ces cellules renferme un rhabdomère offrant sur la coupe une partie large ovalaire et une partie étroite (linéaire) dirigée vers l'intérieur. On remarque en outre dans l'espace cylindrique un gros point foncé, placé au centre, répondant à la fibre cristallinienne, et six points foncés périphériques (un pour chaque rhabdomère) répondant à des baguettes bordantes (*Randstifte*). Six à huit trachées disposées en cercle, longeant la face externe de chaque rétinule, remplacent chez cette espèce les pinceaux trachéens.

Les cellules intercalaires (fig. XI, *d*), en forme de prismes à trois faces, disposées autour des rétinules par groupes de six, donnent lieu ici encore à un dessin géométrique d'une grande élégance.

Vues en coupe transverse (fig. XI, *h*), les cellules sous-basales offrent une disposition particulièrement intéressante. Chacune d'elle est traversée de part en part par une trachée ascendante. La paroi de la trachée est entourée d'une gaine qui sert sans doute à l'isoler. Le noyau, singulièrement bosselé, est, dans plusieurs d'entre elles replié (comme moulé) sur la trachée qui le pénètre. On remarque au surplus, dans le sein du cytoplasme (en dehors du noyau), huit petits cercles clairs qui répondent manifestement aux axones rétinulaires. Le passage de ces fibres à proximité du noyau donne lieu, comme le montre la figure, à autant de petites coches dans l'épaisseur de ce dernier. Chaque cellule sous-basale est donc perforée d'une part par la trachée ascendante, d'autre part par les axones descendants qui, issus de la rétinule, traversent la cellule en sens inverse et reconstituent en dessous de celle-ci un faisceau nerveux.

On voit en somme que l'œil de *Vanessa antiopa* diffère de celui des Lépidoptères nocturnes :

1° par la forme des cônes cristallins ;

2° par l'épaisseur moindre de la rétine;

3° par la structure de la rétinule (absence du segment filiforme, présence à l'intérieur de la colonnette d'un tube cylindrique renfermant la fibre cristallinienne et les baguettes bordantes);

4° par la longueur insolite de la fibre cristallinienne et par le mode de terminaison qui est propre à cette fibre;

5° Surtout par l'absence du tapetum. Les trachées, au lieu de former des pinceaux serrés, sont ici très espacées.

Développement de l'œil composé des Lépidoptères.

La Chenille ne possédant que des yeux simples, l'œil du Papillon est une formation entièrement nouvelle. Il se développe au cours de la période nymphale par suite d'une différenciation de l'épiderme et des parties chitineuses qui en dépendent. C'est donc sur des nymphes sacrifiées à diverses phases que l'étude du développement doit être faite.

Ce sujet a déja été traité par Johansen, dans son travail sur *Vanessa urticæ* (1893). Voici le résumé des faits observés par cet auteur.

1. Le développement de la nymphe dure de neuf à quatorze jours (suivant la température) dès le moment de la suspension de la chenille jusqu'à l'éclosion du papillon.

2. On observe chez la chenille suspendue depuis six heures (avant la formation de la nymphe) le retrait des cellules de l'ocelle à l'intérieur de la tête. Les cellules visuelles se retirent au voisinage du ganglion. Les cellules épidermiques voisines, se serrant les unes contre les autres comblent immédiatement la lacune résultée de ce retrait.

3. La cuticule de la chenille se détache au bout de quarante heures et c'est dès cette phase que commence la formation de l'imago.

4. L'œil composé ne se forme pas d'une invagination (comme celui des Crustacés), mais d'un épaississement de l'épiderme.

5. Les cellules épidermiques (sur le point où l'œil va se montrer) présentent tout d'abord une seule assise. Ces cellules, très allongées, sont dans leur partie profonde chargées d'un pigment brunâtre. Leurs noyaux ne se trouvent pas sur une ligne, mais chevauchent quelque peu les uns au-dessus des autres. Les pieds de ces cellules soudés

les uns aux autres, s'arrangent sur un plan pour sécréter la basale.

6. Nymphe de quinze à dix-huit heures. Les cellules qui ont subi une prolifération active sont beaucoup plus serrées. Leurs noyaux, disposés sur plusieurs plans, commencent à indiquer le groupement définitif. On peut distinguer une zone distale, dans laquelle les noyaux placés sur une ligne répondent aux futures cellules de Semper, et une zone profonde comprenant quatre à cinq rangées de noyaux, en rapport avec la formation des rétinules.

7. Nymphe de quarante-neuf heures. Les cellules de Semper, devenues plus distinctes, envoient chacune un prolongement protoplasmique du côté de la surface. Les cristallins, commencent à apparaître à l'intérieur. Les cellules rétinulaires sont réunies par petits groupes. Les cellules pigmentaires I et II commencent elles aussi à se montrer. Les cornéules ne sont pas encore distinctes. Entre les ommatidies se voient des cellules pilifères (Haarzellen), occupant toute la hauteur de la coupe, destinées à sécréter les poils insérés entres les facettes. Le rôle des prolongements protoplasmiques des cellules de Semper est de soulever la cuticule nymphale au moment ou les cornéules de l'imago se formeront par-dessous. Ce sont des « Häutungshäarchen » semblables à ceux qui se forment sur plusieurs régions de l'épiderme de la nymphe. Leur fonction accomplie, ces prolongements se retirent à l'intérieur.

8. C'est chez la nymphe de trois jours et demi que les cornéules apparaissent. On remarque d'abord une petite masse claire en forme de lentille remplissant la dépression qui surmonte les cellules de Semper, puis une cuticule de plus en plus épaisse formée par apposition de nouvelles couches à la face profonde de la première.

Les quatre segments du cristallin se forment par différenciation cytoplasmique, non pas à la surface (comme l'avait cru Claparède) mais à l'intérieur des cellules de Semper. Leur formation qui commence au début du troisième jour est à peu près terminée chez la nymphe de cinq jours.

Les coupes transverses montrent que la rétinule de *V. urticæ* est formée de sept cellules, dont six périphériques et une placée au centre. Les rhabdomères entièrement indépendants des cristallins se forment par différenciation cytoplasmique des cellules rétinulaires. D'abord isolés, ils se soudent bientôt en un rhabdome unique de plus en plus réfringent.

Le pigment, d'abord très peu abondant, se montre quelques jours avant l'éclosion en quantité beaucoup plus grande. Un pigment abondant de couleur noirâtre se montre dans les cellules pigmentaires de premier ordre autour des sommets des cônes, un pigment plus clairsemé, d'un brun-jaunâtre, dans les cellules pigmentaires de deuxième ordre et dans les cellules visuelles.

D'après **Pankrath** (1890) le pigment des yeux et de l'épiderme de la tête de l'imago dérive pour une bonne part de celui des ocelles de la chenille. Les ocelles après s'être retirés à l'intérieur de la tête subissent une désagrégation. Leur pigment résorbé par les phagocytes est, vers la fin de la période nymphale, déposé en partie dans l'épiderme de la tête et en partie dans les éléments de l'œil.

Notre figure XII, empruntée à une jeune nymphe de *Saturnia Pernyi*, complète à certains égards les faits observés par **Johansen**.

Les ommatidies qui commencent à apparaître se montrent

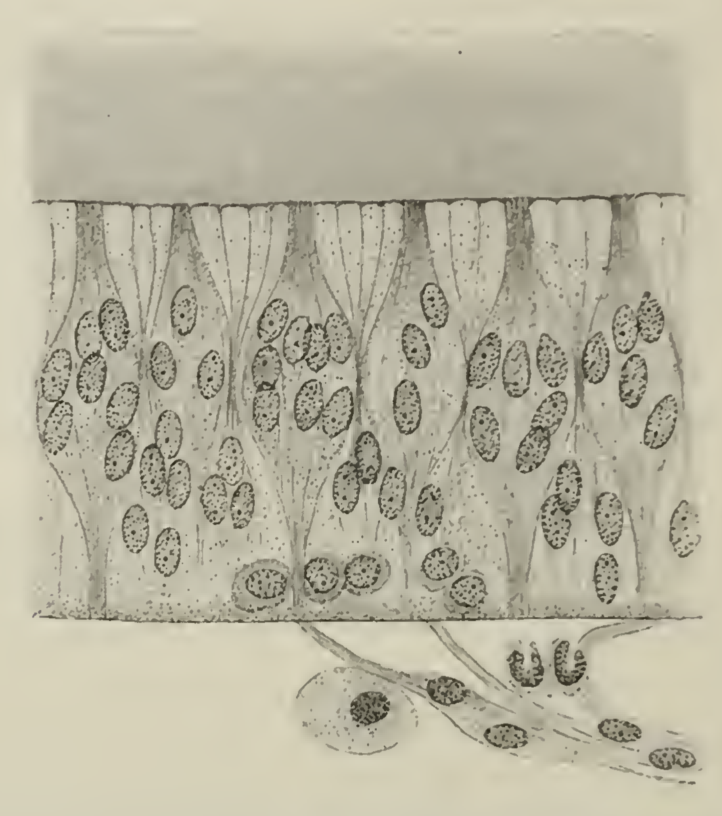


Fig. XII. — *Saturnia Pernyi*, jeune nymphe. Coupe verticale au niveau de l'œil. — Liquide de Gilson. Hémalun-éosine. × 720.

sous l'aspect de six faisceaux fusiformes nettement délimités. Dans chacun de ces faisceaux se voient des noyaux ovalaires groupés de manières diverses. De ces noyaux, les uns placés près de la surface répondent vraisemblablement aux cellules de Semper, tandis que les autres situés plus profondément appartiennent manifestement aux rétinules. Des éléments d'un autre ordre, épars entre les ommatidies primitives. semblent destinés à former les cellules pigmentaires intercalaires.

Un fait digne de remarque est qu'on ne voit encore aucune trace des rhabdomes, aucune trace des cristallins. La cornée elle-même offre une lame continue dans laquelle on ne distingue pas

de facettes. Cette lame, qui n'est que provisoire, devra donc, au cours de la dernière mue, être remplacée par les cornéules définitives.

La figure XII donne lieu à d'autres considérations intéressantes. Les ommatidies en voie de développement offrent avec d'autres organes sensoriels une analogie frappante. Il y a par exemple un rapprochement à faire entre les faisceaux fusiformes représentés dans la figure et les organes olfactifs et gustatifs de certains Vertébrés, avec les organes épidermiques en général.

Le mode des terminaisons nerveuses — chaque ommatidie émet un axone à direction centripète — rend plus évidente encore l'analogie des cellules visuelles de l'Insecte avec les névro-épithéliums. L'ommatidie de l'Insecte qui, à cause de sa haute spécialisation, semblait tenir une place à part, rentre, comme on voit, dans la loi commune. Les cellules qui la composent peuvent être considérées comme une forme spéciale d'un névro-épithélium.

Oryctes rhinoceros (Lamellicorne).

L'œil de l'*Oryctes rhinoceros* se compose de deux portions séparées par un rebord chitineux interrompu (incomplet). Il y a un segment ventral large de 2 millimètres environ et un segment dorsal de moitié plus petit.

La cornée est une lame chitineuse dure et cassante parfaitement transparente, divisée en petites facettes hexagonales à peu près plates. En dessous de la cornée s'étale l'assise des cônes cristallins et des cellules qui les engainent (c. de Semper). Ces cônes, hauts de 85 μ, transparents, brillant d'un éclat rougeâtre, sont en ovale allongé avec le bout inférieur conique. Dissociés au moyen des aiguilles, ils se montrent formés de quatre segments exactement juxtaposés (fig. XV).

La cornée ayant été enlevée (chez l'Insecte frais) avec les cônes qui adhèrent à sa face interne, on découvre une masse molle d'une belle couleur rose rappelant l'éosine très diluée. Cette masse qui n'est autre que la rétine est logée dans une cupule

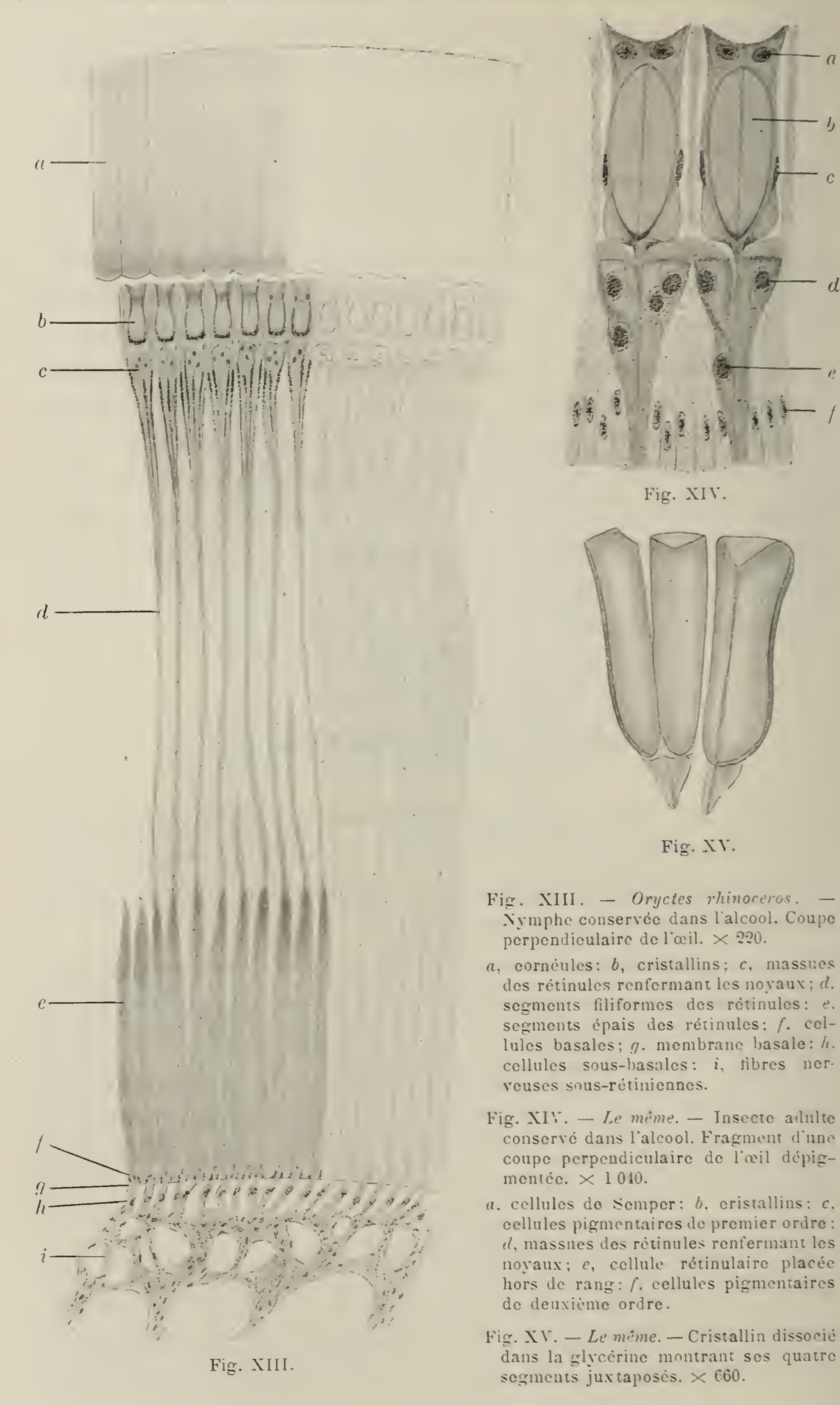


Fig. XIII.

Fig. XIV.

Fig. XV.

Fig. XIII. — *Oryctes rhinoceros*. — Nymphe conservée dans l'alcool. Coupe perpendiculaire de l'œil. × 220.

a, cornéules; *b*, cristallins; *c*, massues des rétinules renfermant les noyaux; *d*, segments filiformes des rétinules; *e*, segments épais des rétinules; *f*, cellules basales; *g*, membrane basale; *h*, cellules sous-basales; *i*, fibres nerveuses sous-rétiniennes.

Fig. XIV. — *Le même*. — Insecte adulte conservé dans l'alcool. Fragment d'une coupe perpendiculaire de l'œil dépigmentée. × 1 040.

a, cellules de Semper; *b*, cristallins; *c*, cellules pigmentaires de premier ordre; *d*, massues des rétinules renfermant les noyaux; *e*, cellule rétinulaire placée hors de rang; *f*, cellules pigmentaires de deuxième ordre.

Fig. XV. — *Le même*. — Cristallin dissocié dans la glycérine montrant ses quatre segments juxtaposés. × 660.

d'un noir brillant, largement perforée au niveau du ganglion[1]. La masse rose, recouverte d'une lymphe visqueuse paraît, par suite de la rétraction des rétinules[2], enfoncée quelque peu dans la cupule. Sa couleur caractéristique d'un rose à reflets nacrés,

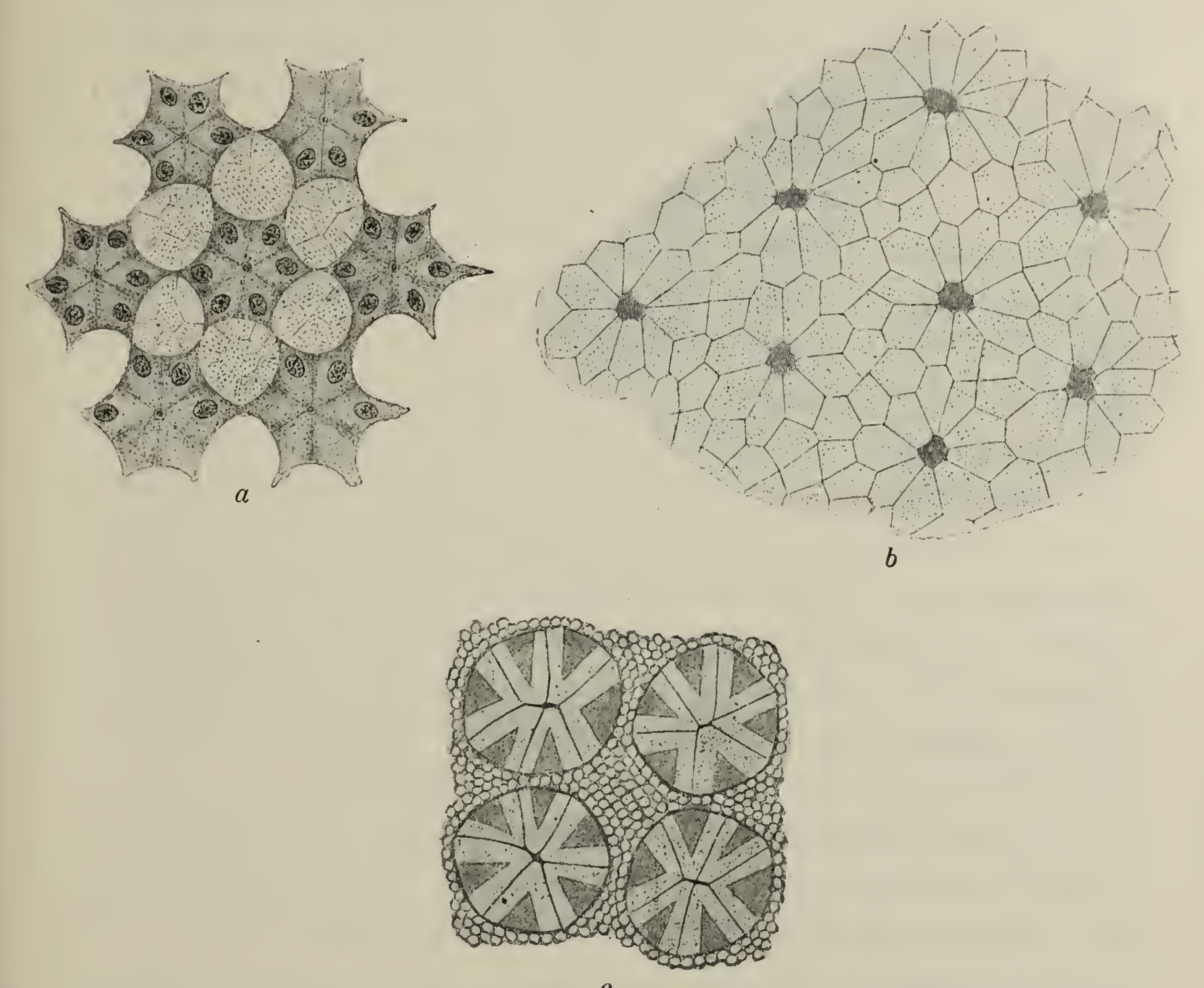


Fig. XVI. — *Le même.* — Coupes transverses dépigmentées, colorées par l'hémalun-éosine. × 720.

a, coupe des rétinules au niveau des massues. × 810.
b, coupe des rétinules (segments filiformes) et des cellules intercalaires. × 875.
c, coupe au niveau des segments épais, montrant quatre rétinules, chacune avec son rhabdome à six branches et dans les interstices les pinceaux trachéens sectionnés en travers. × 1 380.

tirant sur l'orange, n'est pas due à un pigment granuleux, mais à une substance instable imprégnant les éléments d'une manière diffuse. Semblable à l'érythropsine des Mammifères,

1. Adhérente par ses bords aux téguments de la tête, la cupule oculaire est un repli chitineux exactement sphérique (concave) moulé pour ainsi dire sur l'organe visuel. Cette cupule, dont le rôle principal est de protéger la rétine, joue probablement un rôle dans le phénomène du reflet lumineux.

2. Les rétinules des Insectes, tendues entre leurs deux points d'insertion, se retirent, en vertu de leur élasticité propre, lorsqu'on les sépare de la cornée.

cette substance pâlit instantanément dans l'alcool. L'addition de chloroforme la fait également disparaître aussitôt[1].

Une autre analogie entre la substance rose de l'*Oryctes* et le pourpre rétinien des Mammifères est qu'elle disparaît rapidement après la mort. Un *Oryctes* (narcotisé au moyen du chloroforme) dont nous avions détaché la cornée droite, le 29 novembre à cinq heures du soir, offrait encore le lendemain matin une rétine d'un beau rose. Ayant examiné de plus près, nous vîmes que l'Insecte n'était pas tout à fait mort; ses pattes remuaient encore un peu. Quelques gouttes de chloroforme versées dans le flacon ayant amené la mort définitive, la teinte rose de la rétine disparut presque aussitôt.

La coupe verticale (fig. XIII), traitée par l'hémalun-éosine, offre les particularités suivantes. La cornée, très épaisse (172 μ), colorée en rose, paraît formée de cinq à six lamelles (l'interne plus fortement colorée). Des stries radiaires d'un rose plus vif, répondant aux limites des cornéules, la traversent de part en part. Les cornéules, hexagonales, très petites, toutes de même largeur (25 μ), offrent sur la face externe une courbure très faible continue avec celle de la cornée et sur la face profonde une saillie convexe arrondie en forme de lentille.

Les cônes cristallins, régulièrement alignés, sont séparés les uns des autres par de petits interstices dans lesquels pénètrent les prolongements supérieurs des cellules pigmentaires de deuxième ordre.

Les cellules de Semper (au nombre de quatre pour chaque ommatidie) forment entre la cornéule et le cône une cupule élargie dans laquelle la lentille cornéenne est enchâssée. Les noyaux sont placés au-dessus du cône, presque en contact avec lui; la coupe verticale (fig. XIV) n'en montre généralement que deux. Plus profondément, les cellules de Semper se prolongent sur le cône en formant une gaine qui l'entoure exactement. Une fibre cristallienne issue du sommet de la gaine établit la connexion entre l'appareil dioptrique et l'appareil récepteur.

1. Le pigment rouge, formé de petits granules, qu'on observe chez divers Insectes (par exemple dans l'œil de la Mouche bleue, ou encore autour du testicule du Fulgore tacheté de Ceylan, etc.), est au contraire insoluble dans l'alcool.

Les quatre pièces réfringentes qui constituent le cône sont des différenciations cytoplasmiques des cellules de Semper. Remarquons en passant une particularité assez frappante. Tandis que le cône cristallin est (sur notre coupe) coloré en lilas clair, on voit sur la ligne médiane un trait vertical du plus beau rose. Ce trait, très bien marqué, répond à l'intersection des segments juxtaposés. La gaine qui entoure le cône se distingue de ce dernier par sa couleur violette.

Deux cellules fortement pigmentées (cellules pigmentaires de premier ordre) complètent la gaine cristallinienne dans sa partie inférieure. Leurs noyaux, très aplatis, se voient des deux côtés du cône en dessous de son milieu. Enserrant le sommet du cône et la fibre qui s'en détache, ces cellules forment à ce niveau un collet noirâtre jouant le rôle d'un iris. Les ommatidies, dissociées à l'état frais au moyen des aiguilles, se montrent le plus souvent brisées en ce point-là.

La rétine de l'*Oryctes rhinoceros* est, comme celle des Sphingides, divisée en deux zones, la zone des segments étroits, superficielle, répondant à peu près aux deux tiers de la hauteur, la zone des segments épais (cylindro-coniques), profonde, formant au-dessus de la basale une espèce de palissade (fig. XIII).

Les segments épais sont, comme chez les Insectes nocturnes en général, enveloppés de houppes trachéennes à direction verticale remplissant les interstices. Observée à l'état frais (dans l'eau salée), la zone profonde de la rétine offre une opacité grisâtre due manifestement à la présence de l'air renfermé dans ces houppes.

Il y a cependant une différence entre l'œil des Sphingides et celui de l'*Oryctes*. Chez ce dernier, les noyaux, au lieu d'être groupés au haut du segment profond, se trouvent au haut du segment superficiel, tout près du cristallin. Le segment superficiel, fortement renflé à ce niveau, prend l'aspect d'une massue élargie vers le haut (légèrement aplatie sur sa face supérieure), rattachée au cône par la fibre cristallinienne. La rétine de l'*Oryctes* est donc divisée en trois zones : 1° la zone des massues renfermant les noyaux des cellules visuelles ; 2° la zone des segments étroits (d'aspect fibrillaire) ; 3° la zone des segments épais disposés en palissade.

Les cellules pigmentaires de deuxième ordre méritent une mention particulière. Plus nombreuses que celle des Lépidoptères et beaucoup plus étroites, elles offrent, dans la région des massues. des traînées granuleuses de couleur brun foncé, exactement moulées à la surface de celles-ci, formant à chaque rétinule un revêtement strié dans le sens de la longueur (fig. XIII). Ces cellules, dont les prolongements supérieurs, plus ou moins pigmentés, remontent dans les interstices des cristallins, peuvent être suivies d'autre part jusqu'au niveau de la basale, au milieu des houppes. Leur partie profonde, enserrée entre les segments épais, est naturellement beaucoup plus grêle. On remarque au surplus que les cellules intercalaires sont dans leur partie supérieure (niveau des massues) fortement chargées de pigment, tandis que dans leur partie inférieure elles en sont au contraire presque entièrement dépourvues [1].

Observées sur la coupe transverse (fig. XVI, *a*, niveau des massues) les rétinules de l'*Oryctes* se montrent composées de six cellules, formant des étoiles à six branches reliées par leurs sommets. Un point foncé (violet), placé au centre de l'étoile, répond à la fibre cristallinienne. Une septième cellule, située hors de rang, existe en dehors des précédentes dans un plan plus profond (fig. XIV).

Dans les intervalles des étoiles rétinulaires se trouvent, autour de chacune des massues, six espaces clairs arrondis, occupés par les cellules intercalaires.

Dans le plan suivant (*b*, niveau des segments étroits) les rétinules, devenues plus étroites, prennent l'aspect de petites étoiles irrégulières beaucoup plus écartées, de couleur lilas. Les cellules intercalaires, polygonales, faiblement pigmentées, appartiennent à deux systèmes : les unes, au nombre de huit à dix, forment de petites rosaces entourant les rétinules; les autres, placées entre les rosaces, comblent simplement les vides. Les

1. Un œil frais d'*Oryctes* dissocié dans la glycérine nous a présenté une bande noire compacte et très étroite (34 μ), située en dessous des sommets des cônes avec des stries brunâtres prolongées entre les cônes, tandis que la rétine pâle et transparente paraissait entièrement privée de pigment. Observé à un fort grossissement, le pigment de l'*Oryctes* se montre formé par de petits grains arrondis, de couleur rouge brun.

espaces qui séparent les rétinules sont donc entièrement occupés par ces cellules.

Dans le plan suivant (*c*, niveau des segments épais), les rétinules, à peu près cylindriques, montrent sur la coupe six cellules prismatiques à trois faces, accolées les unes aux autres. Les fibres cristalliniennes ont disparu à ce niveau. Les bords juxtaposés des cellules visuelles, transformés par différenciation cytoplasmique en une substance réfringente claire (rhabdomère), donnent lieu sur la coupe à une étoile à six branches. Les limites cellulaires comprises entre deux rhabdomères ressortent comme des traits violets.

Les intervalles qui séparent les rétinules sont, comme chez les Papillons nocturnes, comblés par des trachées très fines, à direction longitudinale, disposées en houppes.

Les cellules basales sont, comme chez les Sphingides, placées dans l'axe des rétinules. Celles-ci sont rétrécies à ce niveau (plus ou moins dissociées).

Les cellules sous-basales, sont ici encore perforées par les troncs trachéens qui, traversant la basale, vont au-dessus de celle-ci former les houppes du tapetum.

On voit en somme que l'œil de l'*Oryctes* se rapproche de celui des Sphinx et des Bombyx :

1° Par la grande épaisseur de la rétine;

2° Par la présence au-dessus de la basale de colonnettes rétinulaires épaisses et serrées, disposées en palissade;

3° Par la présence de pinceaux trachéens à direction longitudinale remplissant les interstices des colonnettes.

L'œil de l'*Oryctes* diffère en revanche :

1° Par l'épaisseur plus grande de la cornée;

2° Par la courbure continue de la surface cornéenne;

3° Par la présence de cornéules à face inférieure convexe;

4° Par la position des noyaux dans le bout supérieur des rétinules;

5° Par les renflements en forme de massues que l'on observe à ce niveau;

6° Par la disposition spéciale des cellules pigmentaires de deuxième ordre.

Tapetum rétinien.

Les études qui précèdent ont fait découvrir dans les yeux des Insectes nocturnes des dispositions qui leur sont propres. Nous citerons entre autres :

1° L'épaisseur plus grande de la rétine;

2° La division des rétinules en deux segments de grandeur inégale : le segment étroit, superficiel, atteignant parfois une longueur et une minceur extraordinaires; le segment épais, profond, généralement plus court;

3° La disposition des segments épais en une palissade régulière et très serrée placée au-dessus de la basale;

4° La présence entre les segments épais de pinceaux trachéens à direction longitudinale, remplissant entièrement leurs interstices;

5° La faible quantité du pigment contenu dans les cellules;

6° La mobilité plus grande des granules pigmentaires;

7° La présence en quantité plus forte d'une substance colorée infiltrant d'une manière diffuse les éléments rétiniens.

De ces divers caractères le plus frappant est l'arrangement des pinceaux trachéens qui remplissent les interstices des rétinules dans le fond de l'œil. La présence de ces pinceaux a été constatée en effet d'une manière très nette chez *Deilephila*, *Saturnia*, *Lasiocampa*, *Phlogophora*, *Oryctes* (genres crépusculaires et nocturnes), tandis que la même formation est absente chez *Vanessa* (genre diurne).

Or les yeux qui possèdent des pinceaux trachéens étant précisément ceux qui donnent lieu au phénomène du « reflet lumineux », nous sommes en droit de conclure que lesdits pinceaux jouent le rôle d'un *tapetum* ou miroir réflecteur.

Ce fait étant acquis, la présence des autres dispositions peut, semble-t-il, s'expliquer comme suit :

L'épaisseur plus grande de la rétine, la division des rétinules en deux segments, un étroit et un épais, seraient en rapport avec « l'impressionnabilité » de la rétine. Ces structures auraient pour effet de permettre aux rayons réfléchis dans le fond de

l'œil d'impressionner une deuxième fois les éléments récepteurs sur une hauteur plus grande, soit, en d'autres termes, avec plus d'intensité.

La diminution du pigment s'explique plus aisément encore. Le rôle des granules pigmentaires étant d'absorber les rayons lumineux sitôt qu'ils ont impressionné les cellules visuelles, il est clair qu'une rétine fortement imprégnée de ces granules rendrait la réflexion à peu près impossible. Or ce n'est pas seulement la faible quantité des granules pigmentaires qui caractérise les yeux nocturnes, c'est encore la distribution de ces granules. La rétine étant très épaisse, les cellules intercalaires s'étendant dans toute la hauteur de celle-ci de la basale à la zone des cristallins, la migration du pigment s'effectue dans ces derniers éléments d'une manière bien plus complète. C'est dans les yeux des espèces nocturnes que les faits si intéressants observés par **Exner** (1889) et **Micheline Stefanowska** (1890) trouvent leur application la plus belle. Un fait particulièrement frappant lorsqu'on examine des coupes d'yeux empruntées à des Insectes nocturnes (surtout à des Sphingides tués et fixés entre huit et dix heures du soir) est que le fond de l'œil est (tant dans les cellules visuelles que dans les éléments intercalaires) presque entièrement privé de pigment. Cette absence du pigment dans le fond de l'œil, surtout au moment où la rétine est accommodée en vue de la vision nocturne, explique le fait bien connu de l'éblouissement produit par les lampes sur les Sphinx, Bombyx, Noctuelles et les Insectes nocturnes en général. La rétine étant (en suite du manque de pigment) trop vivement impressionnée par la lumière, l'Insecte est ébloui et se jette contre la lampe sans plus savoir où il va. (Voy. Perraud, 1904). Les Insectes diurnes sont, comme on sait, beaucoup moins exposés à ce genre d'accidents.

La couleur si particulière du reflet lumineux, différente suivant les espèces, tantôt d'un beau rouge rubis, tantôt d'un jaune d'or brillant, s'explique par la présence de la substance colorée spéciale (érythropsine, xanthopsine) qui infiltre les éléments.

Nous savons déjà que, lorsque ladite substance est altérée en suite d'un état pathologique ou par une exposition de quelques

secondes à la lumière du magnésium, le reflet lumineux perd sa couleur propre et n'apparaît plus que faiblement.

Quant à l'utilité du tapetum, l'idée la plus plausible est que, réfléchis par le réseau trachéen, les rayons renvoyés du fond de l'œil impressionnent une deuxième fois les cellules visuelles. La vision dans la demi-obscurité serait, grâce à cette réflexion, notablement renforcée (**Exner** 1889).

Il y a une autre hypothèse. Peut-être pourrait-on supposer que certains rayons obscurs sont, par l'effet d'une action chimique, transformés en rayons visibles au moment où ils sont réfléchis au fond de l'œil? Le fait est que les yeux des animaux nocturnes (Mammifères ou Insectes) donnent dans certaines circonstances une luminosité très belle, alors que la lampe qui les éclaire ne paraît briller que faiblement. Cette dernière explication est toutefois difficilement admissible.

Questionné à ce sujet, le D[r] J. **Amann**, de Lausanne, nous a répondu en ces termes (lettre du 13 juin) :

« L'explication proposée (transformation par l'œil de l'Insecte de certains rayons obscurs en rayons lumineux) me paraît très peu probable. Ces rayons obscurs devraient appartenir soit à l'infra-rouge, soit à l'ultra-violet du spectre. Or la quantité d'énergie nécessaire pour rendre lumineux les rayons infra-rouges (thermiques) devait être très considérable. Il est vrai que chez les Insectes phosphorescents (Lampyres) nous nous trouvons en présence d'une transformation d'énergie chimique en énergie lumineuse tout à fait inexplicable dans l'état actuel de nos connaissances.

Les rayons obscurs ultra-violets ne peuvent guère entrer en considération, étant donnée la pauvreté de la plupart de nos sources lumineuses en ces rayons.

Réflexion faite, je considère plutôt le renforcement apparent de la lumière réfléchie par l'œil des Insectes nocturnes comme étant produit par ce qu'on pourrait appeler *un effet de phare*, c'est-à-dire par la présence au-devant du miroir concave que représente le tapetum d'une lentille grossissante (cornée) qui projette la lumière dans une certaine direction en la concentrant.

Ce serait l'analogue des petites lampes électriques de poche dont le filament est peu lumineux, mais qui cependant paraissent relativement très lumineuses, grâce à l'interposition d'une lentille convergente. Les phares d'automobiles, etc., sont construits sur le même

type; seulement chez l'Insecte, nous avons, au lieu d'une source lumineuse, un miroir qui réfléchit la lumière reçue de l'extérieur [1]. »

D'après **L. Semichon** (*Bull. soc. zool. France*, 1914, séance du 10 mars), les particularités des yeux des Insectes nocturnes sont parallèles à celles des yeux des Vertébrés. Les bâtonnets des Vertébrés sont d'autant plus longs et la quantité de pourpre rétinien est d'autant plus grande que l'animal est plus nyctalope. L'épaisseur de la rétine qui est l'un des traits caractéristiques des yeux des Insectes nocturnes a pour conséquence d'augmenter la profondeur de l'œil et, comme celui-ci est disposé en éventail, le rapport de la surface des cornées au nombre des éléments récepteurs se trouve plus grand que dans les yeux des diurnes. Chez ces derniers, les sommets des cônes étant plus rapprochés des rhabdomes, la quantité de lumière qui pénètre au fond de l'œil doit être relativement moins grande.

Notice historique.

Les yeux des Lépidoptères ont été étudiés par divers auteurs. Nous citerons entre autres : **Leydig** (1864), **M. Schultze** (1868), **Grenacher** (1879), **Chatin** (1883), **Carrière** (1885), **Johansen** (1893), **Hesse** (1901).

D'après **Grenacher**, l'épaississement des rétinules dans leur partie basale, leur étirement en une fibre plus ou moins allongée dans leur partie distale est, chez les Lépidoptères, un fait assez général. On remarque cependant des dispositions diverses. Ainsi chez *Liparis salicis*, *Euprepia caja*, *Triphœna pronuba*, les noyaux sont groupés au voisinage des cristallins dans une partie renflée de la fibre rétinulaire, tandis que chez les Sphingides, ils se trouvent beaucoup plus bas (au haut du segment cylindro-conique). Le nombre des cellules rétinulaires paraît être, d'après cet auteur, de sept chez *Sphinx convolvuli*, *Macroglossa stellatarum*, *Euprepia caja*. La coupe transverse

1. Nous avons vu, à propos de l'*Oryctes rhinoceros*, que, chez ce Scarabée, le miroir concave est représenté non seulement par le tapetum rétinien, mais encore par la cupule chitineuse d'un noir brillant dans laquelle le tapetum est enchâssé.

des rétinules de *Liparis* montre très nettement un rhabdome à sept crêtes (7 rhabdomères). Les cellules pigmentaires qui entourent la fibre rétinulaire sont au nombre de six et appartiennent en même temps à trois systèmes. La coupe transverse des rétinules d'une *Noctua* montre également un rhabdome à sept crêtes ; la surface de la rétinule étant profondément cannelée, la coupe transverse forme une étoile à sept branches.

Carrière figure (p. 152 de son mémoire) la coupe verticale de l'œil d'un *Bombyx.* Il mentionne la division de la rétine en un segment profond fusiforme et un segment superficiel filiforme et signale la substance rouge qui, chez les espèces nocturnes, colore le segment profond.

Hesse décrit les ommatidies de plusieurs Sphingides. La division de la rétine en deux segments, la présence d'un tapetum rétinien placé au-dessus de la basale sont nettement indiquées par cet auteur.

Pour ce qui est des Lamellicornes, l'œil du Hanneton a été décrit par Grenacher (1879) et celui du *Trichius fasciatus* par Kirchhoffer (1908). La rétinule de ces Insectes présente, comme celle de l'*Oryctes,* un premier renflement (massue) renfermant les noyaux, une partie filiforme et un segment profond de nouveau plus épais. Chez *Trichius* (espèce diurne), les cellules intercalaires sont chargées de pigment jusqu'à la basale. La cellule que nous appelons basale est désignée par Kirchhoffer sous le nom de cellule visuelle proximale.

L'érythropsine des Insectes a été signalée par Kühne en 1877. Le tapetum rétinien, essentiellement constitué par les pinceaux trachéens, a été découvert par Leydig (1864) et, au point de vue physiologique, étudié par Exner (1891).

Le développement de l'œil a été étudié par Pankrath (1890) sur les chenilles de Lépidoptères et les larves de Phryganes, par Johansen (1893) sur *Vanessa urticæ,* par Landois (1867) chez *Tenebrio molitor* et par Kirchhoffer (1910) chez *Dermestes vulpinus.*

Un tapetum rétinien (constitué par une substance d'un jaune brunâtre) a été décrit dans l'œil de divers Crustacés par Exner (1891), Chun (1896) et en dernier lieu par Doflein (1903, 1914).

Note additionnelle relative a la figure XVII (*Saturnia Perugi*).

Cette coupe, exactement dessinée à la chambre claire, montre, outre les éléments normaux de l'œil, de gros éléments ovoïdes bourrés de parasites.

Ces éléments (leucocytes hypertrophiés?) se voient ici en dessous de la basale, au milieu des fibres sous-rétiniennes. D'autres coupes en contenaient également dans la rétine. — Le parasite dont le nom nous a été donné par le Prof. **Galli Valerio** est le *Nosema bombycis Naegeli* ou *corpuscule de Cornalia*, sporozoaire qui cause la maladie du Ver à soie, connue sous le nom de *pébrine* ou *gattine*. Il se présente au sein du corps cellulaire sous forme de petites granules à peu près de même grosseur colorés en violet par l'hémaline. Les sujets infestés (chenilles ou papillons) renferment des sporozoaires dans la généralité de leurs tissus.

Fig. XVII. *Saturnia Perugi*, nymphe ♀. — Tête fixée par le liquide de Bouin. Coupe verticale de l'œil, dépigmentée, colorée par l'hématine-éosine. × 230.

Bibliographie.

Ouvrages cités.

1826. Müller (Joh.). — *Zur vergleichenden Physiologie des Gesichtsinnes*. Leipzig.

1829. — Ueber die Augen des Maikäfers. *Meckel's Archiv*. — Sur la structure des yeux du Hanneton. *Ann. sc. nat.*, t. XVIII.

1864. Leydig (Fr.). — *Tafeln für vergl. Anatomie*. Pl. X (Yeux des Lépidoptères). Tübingen.

1867. Landois (H.). — Zur Entwickelungsgeschichte des facettierten Auges von *Tenebrio molitor*. *Z. f. wiss. Zool.*, Bd. XVII.
1868. Schultze (M.). — *Untersuchungen über die zusammengesetzten Augen der Krebse und Insekten*. Bonn.
1877. Kühne (W.). — Eine Beobachtung über das Leuchten der Insektenaugen. *Unters. aus d. physiol. Inst. d. Univ. Heidelberg*, Bd. I.
1879. Grenacher (H.). — *Untersuchungen über das Sehorgan der Arthropoden*. Göttingen.
1881. Exner (G.). — Die Frage von der Funktionsweise des Fazettenauges. *Biol. Centralblatt.*
1883. Chatin (J.). — *Structure et développement des bâtonnets antennaires dans la Vanesse-paon de jour*. Paris.
1885. Carrière (J.) — *Die Sehorgane der Thiere*. München und Leipzig.
1889. Exner (G.). — Das Netzhautbild des Insektenauges. *Sitz. d. K. Acad. d. Wiss.*, Vienne, p. 13. — Durch Licht bedingte Verschiebungen des Pigmentes im Insektenauge u. deren physiol. Bedeutung. *Ibid*, p. 143.
1890. Pankrath (O.). — Das Auge der Raupen und Phryganeidenlarven. *Zeits. f. wiss. Zool.*, Bd. XLIX, 1890.
1890. Stefanowska (Micheline). — La disposition histologique du pigment dans les yeux des Arthropodes sous l'influence de la lumière et de l'obscurité. *Rec. zool. Suisse*, t. V.
1891. Exner (G.). — *Die Physiologie der fazettierten Augen von Krebsen u. Insekten*, Vienne.
1892. Viallanes (H.). — Recherches sur l'œil composé des Arthropodes (l'œil de la Langouste). *Ann. d. Sc. nat.*, Paris.
1893. Johansen (H.). — Die Entwickelung des Imagoauges von *Vanessa urticæ*. *Zool. Jahrb. Anat.*, Bd. VI.
1896. Chun (C.). — Leuchtorgane und Facettenaugen. *Biol. Centralblatt.*
1899. List (Th.). — Ueber den Einfluss des Lichtes auf die Ablagerung von Pigment. *Archiv. f. Entw. Mechanik*. Bd. VIII, p. 618.
1899. Parker. — The photomechanical changes in the retinal pigment of *Gammarus*. *Bull. mus. comp. Zool. Cambridge*, vol. XXXV.
1901. Hesse (R.). — Untersuchungen über die Organe der Lichtempfindung bei niederen Thieren. VII, Arthropodenauge. *Z. f. wiss. Zool.*, Bd. LXX.
1903. Doflein (Fr.). — Die Augen des Tiefseekrabben. *Biol. Centralblatt*. Bd. XXIII.
1904. Perraud (J.). — Sur la perception des radiations lumineuses chez les Papillons nocturnes. *C. R. Soc. Biol.*, Paris, t. LVI.
1908. Kirchhoffer (O.). — Untersuchungen über die Augen pentamerer Käfer. *Archiv. für Biontologie*, Bd. II.
1908. Vigier (P.). — Le neurone périoptique des Diptères. *C. R. Soc. biol.*, t. LXIV [1].
1909. Vigier (P.). — Sur les rapports des éléments photorécepteurs de l'œil composé avec les ganglions optiques. *C. R. Soc. biol.*, t. LXVI [1].
1909. Demoll (R.). — Ueber eine lichtzersetzliche Substanz im Facettenauge sowie über eine Pigmentwanderung im Appositionsauge. *Arch. f. ges. Physiologie*. Bd. CXIX.
1910. Kirchhoffer (O.). — Die Entwicklung des Complexauges nebst Ganglion opticum von *Dermestes vulpinus*. *Archiv. f. Naturg.* 76. Jg.
1913. Monti (Rina). — Sur les relations mutuelles entre les éléments dans le système nerveux des Insectes. *Arch. d'Anat. micr.* Paris, t. XV.
1914. Chun (C.). — Wiss. Ergebnisse der deutschen Tiefseeexpedition auf dem Dampfer Valdivia. *Brachyura* bearbeitet von Fr. Doflein. Jena.

Le gérant : **P. Bouchez.**

Coulommiers. — Imp. Paul BRODARD.

ÉTUDE DES CELLULES A MEMBRANELLES

DANS LES BRANCHIES ET LES TENTACULES DE QUELQUES GROUPES D'INVERTÉBRÉS

Par **A. PRENANT**

Professeur à la Faculté de Médecine de Paris.

PLANCHES XIII ET XIV

A l'occasion d'un cours supérieur fait à la Faculté de Médecine et portant sur les Appareils ciliés, j'ai exécuté un grand nombre de préparations de cellules vibratiles appartenant aux groupes les plus divers de la série animale. Parmi ces préparations, mon attention a été retenue spécialement par celles relatives aux cellules à membranelles des Lamellibranches, des Ascidies et des Bryozoaires ectoproctes. J'y ai observé des faits qui d'une part m'ont permis de rectifier et de préciser certaines descriptions des auteurs, et qui d'autre part laissent soupçonner dans les cellules à membranelles un mode de fonctionnement assez particulier.

TECHNIQUE

La plupart des pièces ont été fixées par le liquide de Bouin, et colorées par ma triple méthode de coloration (éosine, hématoxyline au fer, vert-lumière), qui donne des résultats très électifs. Je sais à présent assurer la réussite de la méthode, qui souvent échouait, en ce que le vert-lumière ne prenait pas ou ne se localisait pas exactement aux parties qu'il devait colorer, quand la fixation et le lavage

Octobre 1915.

du morceau laissaient à désirer. Pour réussir et obtenir une coloration verte bien distincte de la teinte rose donnée par l'éosine, il suffit après différenciation par l'action du fer, de passer la coupe à la solution iodo-iodurée faible pendant quelques secondes, de rincer rapidement dans l'eau, et de faire ensuite agir le vert-lumière quelques instants. Je rappelle que la coloration préalable par l'éosine doit être assez forte, et qu'après le vert-lumière il faut passer la coupe rapidement à l'alcool et ne pas la laver à l'eau. On déposera sur la lame un peu inclinée quelques gouttes de la solution forte aquoso-alcoolique de vert-lumière, qu'on chassera immédiatement par un courant d'alcool.

J'ai fait usage, accessoirement, d'autres méthodes de fixation et de teinture, par le liquide de Regaud, avec coloration par l'hématoxyline au fer et l'éosine, par le liquide de Benda avec coloration par l'alizarine et le cristal-violet, par le Zenker-formol et le sublimé suivis de colorations variées.

1° *Cellules d'angle des branchies des Acéphales.*

On sait qu'il existe dans les branchies des Acéphales, outre des cellules ciliées du style ordinaire, quoique cependant très variées, des cellules vibratiles spéciales, les « cellules de coin » ou « cellules d'angle » (*Eckzellen* de **Possner**, 1887). Leur appareil cilié, passablement compliqué, offre avec les membranelles des Ciliés et avec les rames natatoires des Cténophores des analogies qui avaient déjà frappé l'attention d'**Engelmann** (1880), de **Bütschli** (1889), de **Schuberg** (1891).

Ces cellules d'angle des branchies des Lamellibranches ne sont pas les seules chez les Métazoaires à posséder des complexes ciliaires comparables à des membranelles. Dans les branchies d'une Annélide, *Aricia foetida*, **Gaule** (1881) a décrit des appareils ciliés dont les cils sont soudés de façon à former deux lames parallèles. **Heidenhain** (1899) dans les cellules des conduits hépatiques d'*Helix*, **Luther** (1904) dans le tégument des Turbellariés rhabdocèles ont observé des alignements de cils, que **Schuberg** (1905) considère comme des essais de formation de membranelles. C'est encore ici que les cils géants, cirrhes ou membranelles, décrits par **Vignon** (1901) dans l'organe apical et dans les cellules de la bouche des Cténophores (*Callia-*

nira), trouvent leur place naturelle. Dans l'organe apical ces cils (figurés Pl. XIX, fig. 17, 18) sont formés de deux filaments rapprochés et soudés et s'insèrent sur une plaque chromatique. Dans les cellules de la bouche (Pl. XIX, fig. 19), la membranelle est aussi portée par une plaque chromatique, que l'auteur d'après sa conception générale se refuse à considérer comme formée de corpuscules basaux fusionnés. Il existe, dans la couronne des Rotifères, de véritables membranelles dont **de Beauchamp** (1907, 1909) a donné une description précise. Chez *Hydatina senta*, par exemple, la membranelle se compose de cils à peu près dissociés naturellement. Chaque cil s'insère sur un corpuscule basal, fusionné avec ceux des autres cils de la membranelle. Chaque membranelle envoie profondément une touffe de racines ciliaires basophiles; les touffes radiculaires des membranelles voisines convergent les unes vers les autres.

Ce sont de véritables membranelles que présentent les cellules d'angle des branchies des Acéphales, et aussi les cellules des filaments branchiaux des Ascidies et celles des tentacules des Bryozoaires ectoproctes.

La plupart des auteurs qui ont étudié les branchies des Lamellibranches, **Possner** (1875), **Sabatier** (1877), **Peck** (1877), **Janssens** (1893), **Ridewood** (1903), n'ont fait cette étude qu'au point de vue de l'anatomie microscopique de la branchie. On ne trouve une description histologique des cellules épithéliales et particulièrement des cellules à membranelles que dans les travaux d'**Engelmann** (1880), de **C. Rabl** (1877), de **Vignon** (1901).

D'après la description d'**Engelmann** chez *Cyclas cornea*, chaque cellule d'angle porte non pas un poil large et unique, mais bien deux faisceaux aplatis de cils, deux membranelles. Ces deux membranelles, à une certaine hauteur au-dessus de la cellule, s'appliquent l'une à l'autre sous un angle très aigu et se confondent en une lame unique. Les deux membranelles naissent, comme le montrent les vues de face, de deux cordons parallèles, qui résultent de l'alignement et de la fusion partielle des corpuscules basaux ou pièces pédieuses, sur chacun desquels s'insèrent les cils élémentaires constitutifs de la membranelle. Chaque pièce pédieuse ou corpuscule basal se continue dans le

protoplasma cellulaire par une racine ciliaire; toutes les racines ciliaires d'une même rangée paraissent en convergeant se réunir en une grosse fibre radiculaire unique, de même que tous les corpuscules basaux étaient fusionnés en un cordon basal.

Vignon (1901) décrit et figure (Pl. XVI, fig. 16-19) les cellules d'angle dans les branchies de l'Anodonte et de la Mye. Il dit que le plateau cellulaire s'est condensé en un bourrelet dans lequel sont englobées les deux files de bâtonnets qui supportent les cils et qui sont noyés dans une gangue représentant le plateau. A la base des bâtonnets porteurs de cils, règne un double cordon chromatique, dont chacun est formé par une file de grains basilaires fusionnés, et se montre en coupe transversale comme un gros point. Chaque bâtonnet basilaire se continue dans le cytoplasme par un filament radical. Cette description, qui introduit dans la structure de la cellule un plateau, un bourrelet, des bâtonnets porteurs de cils et un double cordon chromatique, ne laisse pas que d'être très obscure.

On peut considérer comme établi par Engelmann tout ce qui concerne la disposition générale de l'appareil cilié et la disposition particulière des cils et des corpuscules basaux. Quant aux racines, les auteurs ont décrit différemment la façon dont se comportent entre elles et avec celles des cellules voisines les fibres ou mieux les lames radiculaires émanées des deux cordons basaux d'une même cellule. Pour Engelmann, les deux fibres radiculaires de chaque cellule convergeaient l'une vers l'autre, de façon à représenter dans le corps cellulaire même comme une image symétrique et raccourcie de la membranelle externe, formée elle aussi de deux lames d'abord distinctes puis plus haut accolées et fusionnées. Selon C. Rabl, les racines d'une même cellule plongent obliquement dans le cytoplasme et s'y croisent, de façon que l'une passe au-dessus et l'autre au-dessous du noyau. D'après Vignon, les deux fibres, loin de converger comme le croyait Engelmann, divergent au contraire, laissant entre elles un espace clair. Chaque fibre radiculaire se porte vers la membrane latérale de la cellule, où elle rejoint la fibre radiculaire de la cellule voisine.

J'ai examiné les cellules à membranelles (*Eckzellen*) dans les branchies d'un assez grand nombre d'Acéphales : *Mytilus edulis*, *Unio pictorum*, *Dreyssena fluviatilis*. *Cardium edule*, *Tapes edulis*, *Anomia ephippium*, *Nucula sulcata*, *Mactra glauca*, *Arca lactea*, *Tellina donacina*, *Pectunculus glycimeris*.

Avant de décrire mes préparations, il me paraît indispensable

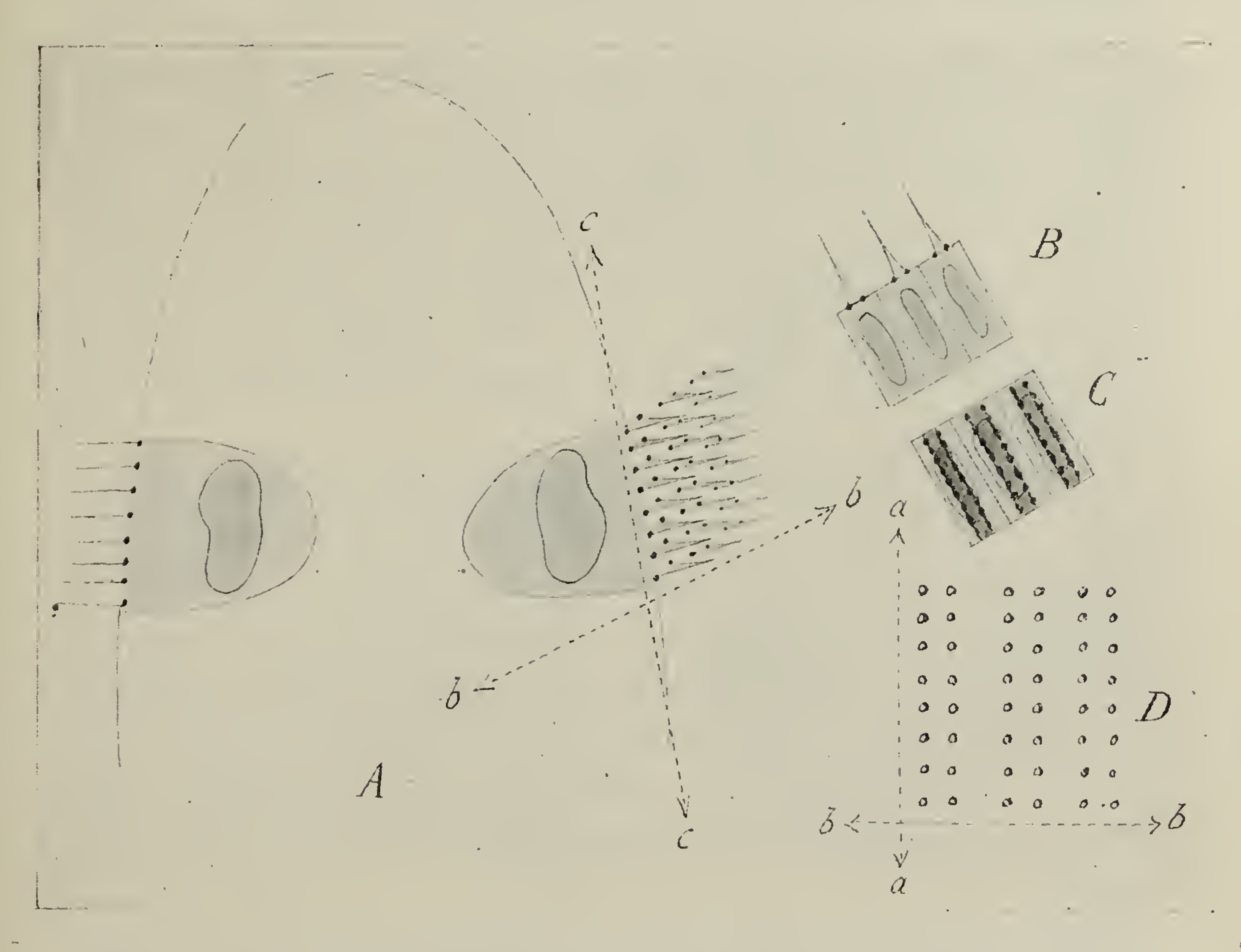


Fig. I. — *Figure schématique d'orientation, pour comprendre les aspects différents que présentent les cellules à membranelles suivant la direction des coupes.*

de faire comprendre la diversité des aspects que l'on observera suivant l'orientation de la coupe de la lamelle branchiale. Cette lamelle peut être intéressée suivant les trois directions de l'espace, ainsi bien entendu que selon les directions intermédiaires, qui varient à l'infini et qui ne laissent pas que de rendre parfois très difficile l'interprétation des coupes.

Une première direction est celle qui est perpendiculaire au plat de la lamelle branchiale et qui intéresse cette lamelle de sa base à son bord libre; c'est une coupe transverso-longitudinale. C'est celle du schéma de la Figure I, *A* ; elle est menée

suivant le plan du papier. On y voit de chaque côté, sur les flancs de la lamelle branchiale, une cellule à membranelle. Celle de gauche est coupée verticalement et montre les cils composants de 8 membranelles, insérés sur autant de corpuscules basaux qui sont représentés séparés les uns des autres, mais sont en réalité dans une coupe de ce genre le plus souvent très rapprochés et même confondus les uns avec les autres. Sur le côté droit, la coupe est supposée oblique sur le plan du papier; elle montre donc, en vue cavalière, outre les 8 corpuscules basaux et les cils correspondants qu'on apercevait du côté gauche, les 8 autres corpuscules et cils appariés avec les précédents qui complètent les membranelles; elle fait voir encore, de plus en plus en raccourci, deux autres rangées de 8 paires de corpuscules basaux et de cils, rangées formant chacune une membranelle.

La coupe *B* est menée suivant une deuxième direction (direction *bb* de la figure *A*); c'est une coupe transverso-horizontale de la lamelle branchiale, passant à la hauteur des cellules à membranelle. Elle montre, sur chaque cellule, les deux corpuscules basaux et les deux cils qui forment l'une des paires d'individus ciliaires constituant la membranelle. Le noyau cellulaire, qui est très aplati, puisque la cellule est étroite, au lieu de se présenter à plat comme dans le dessin *A*, est vu en coupe.

Enfin la coupe *C* est dirigée dans le troisième sens (sens *cc* de la figure *A*); elle est menée parallèlement à la face latérale de la lamelle branchiale, qu'elle abrase, emportant avec elle la surface des cellules à membranelles qui se succèdent sur le flanc de la lamelle; c'est donc une coupe latérale et tangentielle. Au niveau de chaque cellule, si la coupe était tout à fait superficielle, on verrait les rangées successives de membranelles. Sur une coupe passant un peu plus profondément, telle que la coupe *C*, on aperçoit la série des cordons basaux, dont chacun supporte une membranelle, et dont chacun est formé par deux rangs de corpuscules basaux qui sont plus ou moins fusionnés entre eux dans chaque rang et que réunit une bande sombre intermédiaire; au-dessous de chaque cordon basal, sur une coupe un peu

épaisse, se dessine le contour du noyau cellulaire, aplati aussi dans ce sens comme il l'était en *B*. Enfin une coupe menée par un plan plus profond ne montrerait plus que la série des noyaux cellulaires, aplatis et serrés les uns contre les autres.

On pourra se construire aisément un modèle schématique, qui facilitera les représentations dans l'espace des trois dispositions que je viens de décrire. Il suffira de planter sur un liège des épingles dont les têtes figureront les corpuscules basaux et correspondront par conséquent chacun à un individu ciliaire (Fig. I, *D*). Une coupe *aa*, une coupe *bb*, et une coupe *c* menée par le plan du papier reproduiraient les trois aspects qui viennent d'être expliqués.

Les branchies des Acéphales que j'ai examinés ont présenté des dispositions en général très concordantes. On sait que la branchie est tapissée extérieurement par un épithélium simple (Fig. II). Cet épithélium offre des différenciations variées. Dans toute la portion proximale ou basilaire de la branchie, c'est un épithélium ordinaire, acilié. Dans la portion distale se succèdent, sur chacune des faces de la branchie, les éléments suivants, en allant de la base vers le bord libre de la lamelle branchiale. — Ce sont d'abord un ou plusieurs rangs de cellules ciliées (*g.c.c.*) pourvues de cils extrêmement développés; elles sont souvent mal distinctes les unes des autres sur une coupe vertico-transversale (frontale) de la branchie et peut-être d'ailleurs unies en un syncytium. On ne reconnaît bien leur nombre et on ne les individualise nettement qu'en examinant des coupes tangentielles entamant superficiellement la face latérale de la branchie, à la hauteur des cellules ciliées. On voit alors, si la coupe passe par

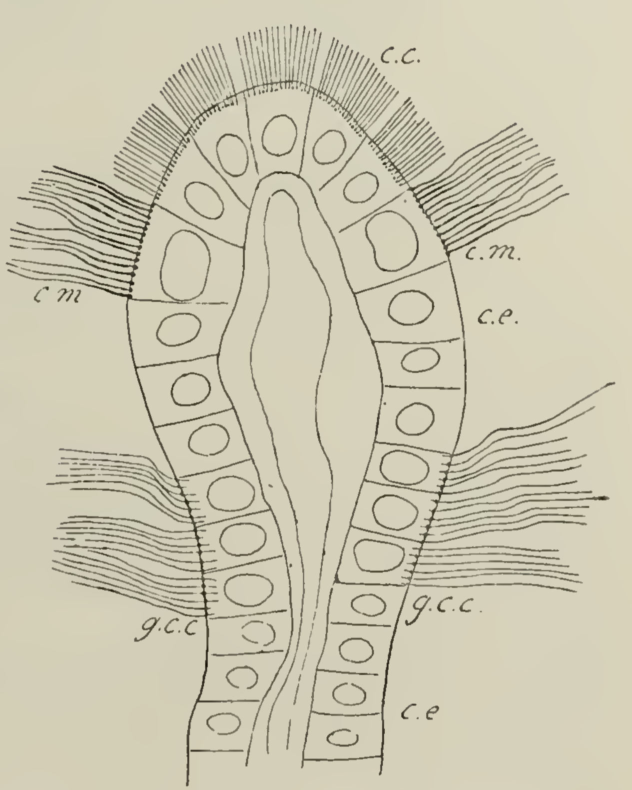


Fig. II. — *Coupe frontale (vertico-transversale) schématique d'une lamelle branchiale, pour la situation des diverses espèces de cellules épitheliales.* — *c.e.*, cellules épithéliales ordinaires, aciliées; *g.c.c.* grandes cellules ciliées; *c.m.*, cellules à membranelles; *c.c.*, cellules ciliées.

la surface même des cellules et intéresse leurs plaques de corpuscules basaux, des bandes striées obliquement par rapport au plan vertical de la lamelle et dont les stries sont formées par la sériation d'autant de corpuscules basaux (Fig. III). Ces bandes sont plus ou moins larges; leur largeur, qui correspond au nombre de cils qu'elles supportent, est sans doute en rapport aussi avec l'épaisseur du corps cellulaire. Chez *Tapes* et *Dreyssena*, il n'y a qu'une seule large bande basale, et par

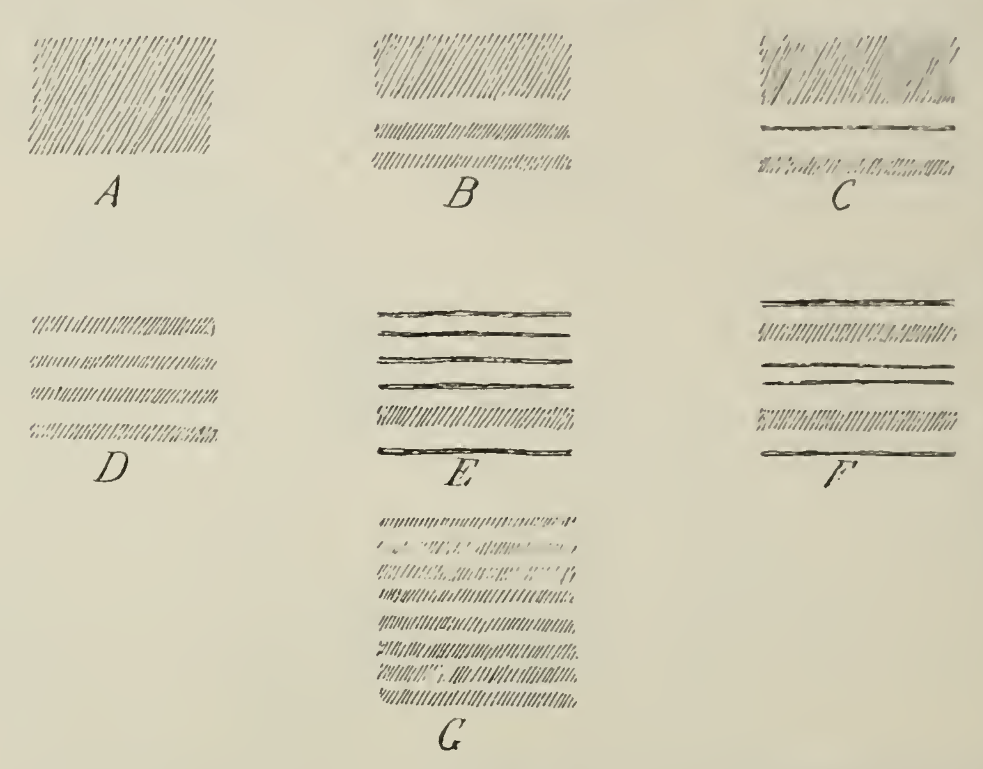


Fig. III. — *Figures demi-schématiques montrant les plaques corpusculaires basales vues de face.* — *A*. Tapes, Dreyssena. — *B*, Tellina, Mactra, Donax. — *C*, Cardium. — *D*, Unio, Anomia. — *E*, Arca, — *F*, Pectunculus. — *G*, Anomia.

conséquent sans doute une seule rangée de cellules ciliées. Chez *Mactra*, *Donax* et *Tellina*, il existe trois bandes basales. la plus distale très large, les deux autres quatre fois plus étroites que la précédente. La branchie de *Cardium* montre trois bandes aussi, mais différentes; entre une bande distale large et une bande proximale étroite, s'en trouve une troisième très mince ne contenant qu'une seule série corpusculaire. Chez *Unio* et *Anomia* il existe quatre bandes basales, étroites et à peu près égales; les cellules qui les supportent sont d'ailleurs assez bien individualisées pour pouvoir être comptées. et on en compte quatre aussi. Les dispositions sont plus compliquées dans les branchies d'*Arca* et de *Pectunculus*; chez *Arca*, se succèdent, du bord distal au bord proximal de la branchie, quatre bandes étroites réduites à une ligne corpusculaire, une bande trois ou

quatre fois plus large, et une sixième étroite comme les quatre premières; on trouve chez *Pectunculus*, en allant dans le même sens, successivement une bande étroite, une large, deux tout à fait linéaires, une cinquième de nouveau large, une sixième linéaire. Enfin *Nucula* présente au moins huit bandes basales de largeur subégale et huit cellules ciliées correspondantes.

Au-dessus de la région des cellules ciliées se trouvent un ou plusieurs rangs superposés de cellules épithéliales ordinaires, non ciliées (*c. c.*). Le nombre de ces rangs cellulaires varie; il n'y a le plus souvent (*Unio*, *Tapes*, *Dreyssena*, *Mactra*, *Donax*) qu'une seule cellule, d'ailleurs volumineuse; chez *Nucula* au contraire on trouve huit ou dix noyaux cellulaires superposés de chaque côté de la branchie. Chez *Arca*, *Pectunculus*, ces cellules peuvent être glandulaires, ainsi qu'il sera décrit plus loin.

Ces cellules aciliées ou glandulaires séparent les cellules ciliées des cellules à membranelles, plus rapprochées du bord distal libre de la branchie (*c. m.*). Il n'y a jamais de chaque côté sur la coupe qu'une seule cellule à membranelles, correspondant en réalité à une rangée. A ma grande surprise les cellules à membranelles font défaut chez *Anomia*, *Arca*, *Pectunculus*; dans ces deux derniers genres, on trouve à leur place des cellules indifférentes ou plutôt glandulaires. J'avais pris d'abord les cellules ciliées de *Pectunculus* et d'*Arca* pour des cellules à membranelles, à cause de la puissance et de l'aspect particulier de leurs cils. Mais je me suis convaincu de mon erreur, par l'examen des coupes tangentielles, qui fournit la preuve de l'existence ou de l'absence des cellules à membranelles. Sur de telles coupes (Fig. I, *B*, *C*), on devrait voir en effet, suivant la direction de la coupe, soit les paires de corpuscules basaux, soit les cordons basaux, qui sont absolument caractéristiques, or on n'aperçoit rien de semblable.

Enfin le sommet libre de la lamelle branchiale est tapissé par des cellules ciliées (*c. c.*) dont le nombre varie suivant que les cellules à membranelles sont plus ou moins rapprochées de ce sommet.

La constitution générale de la lamelle branchiale étant

connue, je vais passer à la description de quelques faits particuliers.

Je décrirai d'abord des coupes de branchies de *Mytilus*, *Unio*, *Cardium*, pratiquées suivant les directions *B* et *C* du schéma. J'y signalerai une disposition très particulière et non encore mentionnée des racines ciliaires dans les cellules à membranelles, disposition que j'ai d'ailleurs retrouvée sur d'autres types et qui est sans doute générale.

Une coupe longitudinale et horizontale, tangentielle (en direction *C*) du filament branchial, intéressant la partie superficielle d'une série de cellules à membranelles, montre, chez *Mytilus* par exemple, la figure bien connue, et décrite déjà très exactement par **Engelmann**, des cordons basaux, se répétant transversalement et avec une grande régularité les uns derrière les autres (Pl. XIII, fig. 1, *A*). Chaque cellule, dont on voit sur le dessin la limite, présente sur sa base quadrangulaire une bande sidérophile, bordée de chaque côté par une ligne granuleuse tout à fait noire. Les deux lignes noires sont des cordons basaux cb^1 et cb^2, desquels naissent les membranelles. Les granulations qui rendent ces lignes moniliformes correspondent à autant de corpuscules basaux, sur chacun desquels s'implante l'un des cils constitutifs de la membranelle. La bande grise intermédiaire, qui relie l'un à l'autre les deux cordons basaux, est sans doute une espèce de substance cimentante.

Une coupe verticale (menée suivant la direction *B*) du filament branchial du même animal est représentée (Pl. XIII, fig. 1, *B*). On voit s'élever au-dessus des cellules les membranelles *mb*, formées chacune par deux lames c^1 et c^2, que constituent une rangée de cils soudés dans le sens perpendiculaire à l'axe longitudinal du filament branchial. D'abord distinctes à leur émergence de la cellule puis sur une certaine étendue de leur trajet, ces deux lames se confondent ensuite en une membrane unique (conformément à **Engelmann** et contrairement à **Janssens** pour lequel il n'y a qu'accolement). Au-dessous des deux lames des membranelles on aperçoit, sous forme de deux gros points basaux très sidérophiles, la section des deux cordons basaux cb^1, cb^2. De chacun de ces points basaux partent deux

racines ou fibres radiculaires (*fr*), qui sont en réalité, par leur fusion avec les fibres radiculaires homologues de la même rangée, de véritables lames radiculaires. De ces fibres, l'une externe, se dirige en dehors c'est-à-dire vers la paroi latérale de la cellule; l'autre interne, se porte en dedans, dépassant la ligne médiane de la cellule pour gagner la paroi cellulaire latérale du côté opposé; elle croise en chemin la fibre radiculaire homologue partie du point basal voisin. La lame radiculaire externe issue du point basal [1] se réunit à la lame radiculaire interne partie du point basal [2], pour former dans l'ensemble une membrane dont la section a la forme d'un triangle très allongé et curviligne (en forme de sabre); la base de ce triangle correspond aux deux points basaux et à l'intervalle qui les sépare; la pointe se confond avec la paroi latérale de la cellule. La lame radiculaire externe née du point basal [2] et la lame radiculaire interne provenant du point basal [1] se comportent de la même façon. Il faut remarquer que le cytoplasme situé entre les lames est beaucoup plus foncé que la substance du triangle interlamellaire.

Chez *Unio* (Pl. XIII, fig. 1, *C*), les dispositions sont essentiellement les mêmes. La coupe des cordons basaux a ici la forme d'un bâtonnet indistinctement renflé à ses deux extrémités en un diplocoque. Les lames radiculaires ont les mêmes relations que précédemment. La substance triangulaire qu'elles comprennent entre elles est très claire et contraste avec le fond du cytoplasme qui est foncé et nettement strié.

L'image que j'ai obtenue sur des préparations de *Cardium* (Pl. XIII, fig. 1, *D*) est des plus démonstrative, et d'une régularité extrêmement élégante. Les cordons basaux ont nettement la forme de diplocoques, en coupe transversale. Du corpuscule superficiel part un cil qui chemine pendant un certain temps à travers un plateau, de nature muqueuse ou cuticulaire (colorable par le vert-lumière), puis à peu de hauteur au-dessus de la surface de la cellule se confond avec son congénère pour former la membranelle. Dans l'épaisseur du plateau, alternant avec les diplocoques basaux, se voit une ligne verticale extrêmement fine, aboutissant à deux granules extrêmement ténus. Cette

ligne représente dans le plateau de cet épithélium le seul indice de la séparation de cellules; les deux granules seraient la coupe de *Kittleisten*. Dans le corps cellulaire même, il n'existe aucune apparence de limites cellulaires. Il en était de même chez *Mytilus* et *Unio*; chez *Mytilus* les séparations cellulaires n'existaient que dans la zone toute superficielle des cellules, à la hauteur des cordons basaux (Pl. XIII, fig. 1, *A*); la partie profonde des cellules (Pl. XIII, fig. 1, *B*) n'offre aucune apparence de délimitation cellulaire. Je suis donc porté à croire que si les cellules d'angle sont individualisées dans leur portion la plus superficielle, au niveau du plateau qui les recouvre, et présentent là des cadres cellulaires ou *Kittleisten*, elles sont confondues en un syncytium sur toute la hauteur du corps cellulaire proprement dit. Chez *Cardium*, les lames radiculaires se comportent exactement de la même façon que dans les genres précédents, avec toute la régularité d'ailleurs que montre le dessin, qui n'est nullement schématique. Le cytoplasme compris dans l'écartement des triangles radiculaires est clair comme ces triangles eux-mêmes. Mais celui qui alterne avec ces triangles et qui forme de même sur les coupes un triangle à base superficielle est foncé et semé de petits granules.

Dans les genres *Dreyssena*, *Donax* et *Tapes* et même chez *Pecten opercularis*, j'ai pu constater sur les coupes faites suivant le plan *B*, c'est-à-dire sectionnant les cordons basaux sous la forme de deux points géminés, que les racines ont la disposition réprésentée dans la figure 1 en *B*, *C*, *D* (Pl. XIII), c'est-à-dire qu'elles se croisent en trophée de sabres selon le mode ci-dessus décrit. Je crois donc que cette disposition est générale dans les cellules à membranelles des branchies des Acéphales, et que quand elle n'apparaît pas nettement (comme par exemple dans la figure 4, Pl. XIII, chez *Donax*), la cause en est soit dans la ténuité soit dans une fixation défectueuse des racines ciliaires.

Les cellules à membranelles sont généralement assez larges, dans le sens dorso-vertical de la branchie (direction *A* du schéma). Mais dans la direction antéro-postérieure, c'est-à-dire suivant le sens de la longueur de la branchie (directions *B* et *C* du schéma), les cellules successives de la rangée sont forte-

ment comprimées et très étroites (Pl. XIII, fig. 1, *A*, *B*, *C*, *D*). Leurs limites ne sont pas toujours faciles à apercevoir, quoiqu'on puisse souvent les distinguer sous la forme d'un trait délicat, notamment sur les coupes tangentielles (Pl. XIII, fig. 1, *A*). Le cytoplasme est fréquemment sombre et finement granuleux. Chez *Nucula* (Pl. XIII, fig. 2) la coloration du cytoplasme était remarquablement foncée.

Le noyau des cellules à membranelles est de grande taille. Sur les coupes frontales, faites dans la direction *A*, il s'étend le plus souvent dans le sens dorso-vertical de la branchie. Mais les coupes horizontales et tangentielles (directions *B* et *C*) le montrent très étroit, quelquefois même réduit à un bâtonnet; il épouse en effet la forme générale du corps cellulaire et se montre aplati comme celui-ci, suivant la direction même de la rangée cellulaire à membranelles. Parfois (*Nucula*, Pl. XIII, fig. 2), ce noyau m'a paru trilobé. Dans un très grand nombre de cas le noyau des cellules à membranelles est remarquable par une sidérophilie généralisée et très prononcée, qui souvent le rend homogène d'aspect et ne permet pas d'y distinguer de structure (Pl. XIII, fig. 2).

Les grandes cellules ciliées sont disposées, comme on l'a vu plus haut, de façon différente suivant les espèces. Elles paraissent, sur la coupe frontale de la branchie, souvent confondues les unes avec les autres, si bien que leur dénombrement est impossible. Le nombre des noyaux ne peut renseigner que très approximativement à cet égard, parce que ces noyaux chevauchent souvent les uns sur les autres. Mais on se rend compte du nombre des rangées cellulaires en examinant sur les coupes tangentielles les plaques corpusculaires basales. On peut alors penser que l'individualité cellulaire, qui a disparu pour les corps cellulaires, s'est conservée pour les plaques corpusculaires basales (et pour les noyaux). Mais il n'est pas prouvé qu'à chaque plaque basale corresponde une cellule; car une large plaque basale peut être un complexe de plusieurs bandes basales produites chacune par une cellule ; d'autre part plusieurs plaques basales très étroites peuvent avoir été formées par une seule cellule. J'ai indiqué déjà les diverses dispositions que j'ai

observées pour les plaques basales (Fig. III), une seule très large plaque (*Tapes*, *Dreyssena*) une plaque large et deux étroites (*Tellina*, *Mactra*, *Donax*), une large et une étroite comprenant entre elles deux une bande linéaire (*Cardium*), quatre plaques étroites et d'à peu près égale largeur (*Unio*, *Anomia*); chez *Arca*, *Pectunculus*, six plaques, quatre linéaires, une assez large et une linéaire chez *Arca*; une assez large, deux linéaires, une assez large et une linéaire chez *Pectunculus*; enfin huit plaques au moins, moyennement larges chez *Nucula*. On peut se rendre compte très souvent, en comparant aux coupes tangentielles qui montrent ces plaques les coupes frontales qui vont voir les cellules ciliées en place dans l'ensemble de la branchie, que le nombre des plaques correspond à celui des cellules. Par exemple la section frontale de la branchie d'*Anomia* ou d'*Unio* montre très nettement quatre cellules allongées; celle de la branchie de *Nucula* en présente huit ou même davantage (Pl. XIII, fig. 2).

Le cytoplasme des grandes cellules ciliées peut ne pas offrir de caractères particuliers. Mais il est souvent sombre et finement granuleux (*Tellina*, Pl. XIII, fig. 3), et semblable à celui des cellules à membranelles. Bien plus, chez *Nucula* (Pl. XIII, fig. 2) et *Donax* (fig. 4), il est franchement granuleux; les granulations, sidérophiles ou basophiles, sont plus ou moins volumineuses; elles sont disséminées dans tout le corps cellulaire (*Donax*), ou bien occupent une zone sous-jacente au noyau, tandis que la zone superficielle du cytoplasme est homogène ou tout au plus finement grenue (*Nucula*).

Les noyaux n'offrent rien de spécial à noter, sinon que parfois ils sont fortement sidérophiles comme ceux des cellules à membranelles (*Arca*, Pl. XIII, fig. 5). J'ai eu chez *Donax* des images qui me portent à supposer que ces noyaux peuvent se détruire, et que, d'après un processus que nous retrouverons chez les Ascidies où il est très évident, des granulations sidérophiles du cytoplasme résultent de la destruction nucléaire. Chez *Nucula*, les noyaux offraient une forme trilobée très nette.

L'appareil cilié est extrêmement développé. Les cils sont souvent beaucoup plus longs que ceux des membranelles.

Les cils traversent la cuticule, pour s'insérer sur autant de corpuscules basaux, distincts les uns des autres ou confondus en une ligne basale continue (Pl. XIII, fig. 2, 3, 4, 6). On a vu plus haut que ces corpuscules vus de face sont sériés suivant des lignes obliques par rapport au plan sagittal de la lame branchiale; ces lignes corpusculaires forment des plaques basales plus ou moins larges selon la longueur des lignes corpusculaires; ces plaques basales sont différentes suivant les types (Pl. XIII, fig. 3). Des racines sont souvent visibles et plongent même jusqu'au noyau (Pl. XIII, fig. 5, 6). Chez *Arca* (fig. 5), les racines sont extrêmement fortes et très sidérophiles; elles rappellent ainsi les racines ciliaires, croisées en trophée de sabres, que nous avons décrites dans les cellules à membranelles de divers genres.

Quant aux cellules ciliées (Pl. XIII, fig. 1, *c. c.*) qui coiffent le sommet libre de la lame branchiale, elles sont plus ou moins nombreuses, suivant que les cellules à membranelles sont plus ou moins rapprochées de ce sommet. Elles ne présentent rien de bien particulier; leur cytoplasme est finement granuleux; le noyau ne présente pas la sidérophilie et l'état homogène qui sont si fréquents dans les cellules à membranelles et les grandes cellules ciliées. Les cils, bien moins longs que ceux des grandes cellules ciliées, traversent la cuticule pour s'attacher à des corpuscules basaux, desquels partent de courtes racines ciliaires.

La branchie d'*Arca* mérite une description spéciale pour ses cellules ciliées (grandes cellules et cellules ordinaires). J'avais pris d'abord les grandes cellules ciliées pour des cellules à membranelles, puis je me suis assuré que ces dernières font défaut chez *Arca*, comme aussi chez *Pectunculus* et *Anomia*. Sur la figure 5 (Pl. XIII), qui représente une coupe frontale de la branchie d'*Arca*, on aperçoit deux groupes latéraux de grandes cellules ciliées (*g. c. c.*). Chacun comprend plusieurs cellules, dont le nombre ne peut être déterminé sur les coupes de ce genre parce que les cellules ne sont pas distinctes et parce que les noyaux n'étant pas nécessairement tous intéressés par la coupe peuvent donner un chiffre de cellules inférieur à la réalité, ou

bien peuvent par suite de l'épaisseur de la coupe y paraître en surnombre. Mais le nombre des cellules correspond sans doute à celui des plaques basales que montrent les coupes tangentielles. On obtient ainsi le chiffre de 6 plaques basales et probablement donc de 6 cellules ciliées. Les noyaux sont remarquables par leur forte colorabilité qui les fait paraître presque homogènes. L'appareil ciliaire, très développé, se compose : de cils puissants qui traversent la cuticule; de corpuscules basaux volumineux auxquels ces cils s'attachent; de racines ciliaires longues et épaisses, formant de vraies tigelles sidérophiles qui s'enfoncent dans le cytoplasme et atteignent ou même dépassent le noyau. Sur les coupes tangentielles (Fig. III, *E*), on constate l'existence de six bandes basales : quatre distales, ou internes par rapport au plan médian de la branchie, sont linéaires. réduites à un seul rang de gros corpuscules basaux; une cinquième est beaucoup plus large, striée de lignes obliques que forment des corpuscules basaux plus petits et mal individualisés; une sixième bande, proximale ou externe, a les caractères des quatre premières. La vue tangentielle des plaques basales coïncide parfaitement avec la disposition offerte par la coupe frontale. On trouve : quatre organes ciliaires indépendants les uns des autres, *i*, formés chacun d'un cil, d'un corpuscule basal et d'une racine, auxquels selon les hasards de la coupe un noyau peut être ou non annexé; puis une cellule plus grosse, portant plusieurs cils fins, plusieurs petits corpuscules basaux munis de racines délicates; enfin un sixième élément ciliaire *i*, semblable aux quatre premiers. Je dois dire que, chez *Pectunculus*. les plaques basales vues de face se présentent sous une forme analogue à celles d'*Arca*, quoique la succession des bandes larges et étroites ne soit pas la même que chez *Arca* (comp. Fig. III, *E* et *F*); cependant je n'ai pas retrouvé sur les coupes frontales de *Pectunculus* la disposition qui est si évidente chez *Arca* et correspond si bien avec l'image des coupes tangentielles.

Le sommet ou bord libre de la lamelle branchiale d'*Arca* porte un complexe formé : d'une cellule médiane, ciliée à la façon ordinaire, c'est-à-dire munie de cils courts et fins, avec

corpuscules basaux et racines proportionnées à ces cils; de deux cellules latérales *e.*, *e.*, portant chacune un organite ou individu ciliaire puissant avec gros cil, gros corpuscule et forte racine.

Des coupes d'une autre pièce de la même espèce animale m'ont offert des dispositions un peu différentes et plus semblables par exemple à celles de *Pectunculus*, où les cellules à membranelles manquent aussi. On n'y observait pas la coloration noire intense des noyaux des grandes cellules ciliées latérales. Les cellules externes *e.* des groupes latéraux et du complexe apical faisaient défaut. Ce dernier ne portait que des cellules ciliées ordinaires. Dans le groupe latéral, les cellules externes *e.* étaient semblables aux autres. Ces différences peuvent tenir à des variations, soit individuelles, soit locales.

Il me reste à parler des cellules épithéliales ordinaires aciliées. Elles ne sont intéressantes que là où elles deviennent glandulaires. C'est ce que j'ai observé chez *Arca* et surtout *Pectunculus*, que je décrirai particulièrement. Là toutes les cellules comprises entre les grandes cellules ciliées latérales et les cellules ciliées ordinaires du bord libre de la branchie peuvent offrir des phénomènes de sécrétion glandulaire très active (Pl. XIII, fig. 6). Je n'insisterai pas sur ces processus sécrétoires; je me bornerai à dire qu'il se forme de petits grains de sécrétion très sidérophiles, qui grossissent, deviennent des corps volumineux, arrondis ou anguleux, qui sont ensuite expulsés.

Parmi les cellules épithéliales, il s'en trouve aussi un certain nombre qui sont pigmentées et renferment des grains de pigment fins, ronds et de coloration jaune brunâtre. Je rappelle qu'à l'endroit de ces cellules épithéliales, il n'y a pas chez *Pectunculus* de cellules à membranelles.

2° *Cellules des papilles branchiales des Ascidies.*

Il n'existe pas, à ma connaissance, d'étude histologique fine des papilles branchiales des Ascidies. Seeliger (1893) (fig. 93) représente très exactement la disposition générale de l'ensemble de l'épithélium dit épithélium spiraculaire (auteurs allemands) ou épithélium stigmatique (auteurs français), soit sur une coupe

Octobre 1915.

transversale soit sur une vue de face de la papille branchiale. Il a constaté que les noyaux des cellules vibratiles sont disposés par rangées de six, mais que la régularité de ces rangées n'est pas toujours parfaite. Il a vu aussi que les noyaux sont allongés, quelquefois au point de prendre la forme de bâtonnets. On trouve encore dans son ouvrage cette intéressante et très juste remarque, que l'épithélium diffère non seulement selon les espèces, mais encore suivant les fentes branchiales examinées chez un même animal. Mais sa description ne renferme aucun détail cytologique sur la structure de l'appareil vibratile non plus que sur celle des cellules vibratiles elles-mêmes.

J'ai examiné chez plusieurs espèces (*Ciona intestinalis*, *Cynthia sp.*, *Clavellina lepadiformis*, *Perophora Listeri*, *Leptoclinum maculatum*, *Morchellium argus*, *Diplosomoides Lacazei*, *Fragarium elegans*, *Botryllus smaragdus*, *Botrylloides rubrum*) la structure des papilles branchiales, qui est très uniforme dans ses traits généraux. Sur une coupe transversale, perpendiculaire à l'axe longitudinal du filament branchial, on constate que l'épithélium branchial, qui entoure la cavité sanguine, se présente sous deux états, indifférent et différencié. Les cellules différenciées sont les cellules vibratiles ou cellules à membranelles. Elles sont réparties en deux groupes opposés l'un à l'autre, formés chacun d'une rangée de six ou plutôt (toutes les fois qu'on peut faire une numération certaine) de sept noyaux. Les cellules ne sont du reste distinctes que par leurs noyaux et ne sont pas séparées par des limites cellulaires. De ces cellules vibratiles s'élève une touffe de membranelles, en nombre correspondant. Les cellules épithéliales indifférentes, qui, sauf dans certains cas, n'offrent aucun détail de structure notable, complètent le revêtement de la papille branchiale.

Mon attention a été attirée par la présence dans le cytoplasme des cellules vibratiles à membranelles et, chez toutes les espèces étudiées, de granulations ou de boules volumineuses fortement sidérophiles. Elles siègent dans la zone superficielle de la cellule, au-dessous des corpuscules basaux des cils, où elles peuvent être disposées en une couche parfaitement régulière et où leur

nombre peut exactement correspondre à celui des noyaux et des corpuscules basaux.

Les dispositions les plus simples que j'ai pu constater sont celles des branchies de *Botryllus* et de *Botrylloides*. La coupe transversale de la papille branchiale (Pl. XIII, fig. 7) montre l'épithélium entourant la cavité sanguine, où se trouve une cellule du sang *c. s.* Cet épithélium porte deux groupes de membranelles, chacun formé de sept rangées. A ces membranelles correspondent sept noyaux *n. c.* Il n'y a que deux cellules indifférentes dont les noyaux sont figurés en *n.* Les membranelles sont portées par autant de cordons basaux, dont la section est un point ou corpuscule basal. De ce dernier part une courte racine, simple. Cette racine plonge dans un cytoplasme grenu et sombre, qui caractérise, comme on le verra surtout dans les exemples suivants, la zone superficielle du protoplasme des cellules à membranelles. Les deux cellules extrêmes de la rangée ont des caractères assez particuliers; elles proéminent fortement au dehors, et la plus grande partie de leur cytoplasme est claire.

Chez *Cynthia* (Pl. XIII, fig. 8), la coupe transversale de la papille branchiale affecte la forme quadrangulaire habituelle. La lacune sanguine est entourée par un épithélium très épais. Les cellules de cet épithélium sont de trois sortes. Il y a d'abord des cellules indifférentes, dont les noyaux sont figurés en *n.*; il paraît y en avoir typiquement quatre rangées de chaque côté. Les angles arrondis de la coupe sont occupés par une autre variété de cellules; ce sont des cellules sécrétrices dont le cytoplasme, bourré de grains de sécrétion fortement sidérophiles, proémine plus ou moins fortement et arrondit l'arête de la papille; à en juger par les noyaux (*n. g.*), il ne paraît y avoir à chaque angle qu'une seule cellule. Enfin les cellules à membranelles, qui sont les plus hautes, forment comme d'habitude deux groupes opposés, dont on voit en *n. c.* les noyaux. Ces cellules portent sept membranelles, reposant sur autant de corpuscules basaux. De chacun de ceux-ci partent deux racines qui s'écartent en fourche l'une de l'autre, et qui vont s'accoler chacune à une racine venue du corpuscule basal voisin, pour se confondre avec elle en une fibre radiculaire unique. Celle-ci peut être suivie

plus ou moins loin : elle longe le noyau correspondant, qu'elle dépasse et se perd dans le cytoplasme. Les noyaux sont sans doute au même nombre que les membranelles, mais il est rare de les trouver au complet sur la coupe. Le cytoplasme sus-nucléaire est remarquable par la présence d'un grand nombre de boulettes faiblement sidérophiles et grisâtres, de tailles variées.

Les papilles branchiales de *Ciona* (Pl. XIV, fig. 9) reproduisent en coupe transversale la disposition générale (fig. *A* et *A*[1]). L'épithélium est, comme précédemment, formé de cellules indifférentes (noyaux *n.*) et de cellules à membranelles.

On voit fréquemment, occupant la place d'une cellule indifférente, un gros élément pigmenté, de couleur brune (*c. p.*). Les cellules à membranelles ou plutôt leurs noyaux sont, comme d'habitude, au nombre de sept dans chaque groupe. Ces noyaux, dans un grand nombre de papilles, n'offrent rien de particulier; ils sont tous de forme ovale, quoiqu'ici coupés en travers, clairs et structurés, laissant apercevoir leur chromatine ponctuée (Pl. XIV, fig. 9, *B*, *n. c.*). Mais plus souvent peut-être l'aspect de ces noyaux est tout autre; ils sont sombres et uniformément sidérophiles, comme l'étaient les noyaux des grandes cellules ciliées d'*Arca* et ceux des cellules à membranelles d'autres Mollusques acéphales. Quelquefois ils sont très petits, soit sombres, soit clairs. Enfin dans certaines coupes de papilles ils paraissent faire complètement défaut. C'est pour montrer ces cas singuliers et extrêmes que les dessins *B* et *B*[1] ont été exécutés. Dans la figure *B*, on ne voit, dans l'une et l'autre rangées nucléaires, que deux noyaux (*n. c.*) ayant les caractères normaux; les autres sont tout à fait particuliers; en *B*[1] on ne voit plus de noyaux du tout. En *B* et dans la rangée nucléaire de droite, on remarque trois noyaux très singuliers *a*, *b*, *c*; les noyaux *b* et *c* sont clairs, allongés en bâtonnet, et portent à leur extrémité superficielle une boule sidérophile, avec laquelle ils paraissent même se continuer; l'autre *a* est clair très petit, arrondi, et fait vis-à-vis à une boule sidérophile de même taille. Il ne fait aucun doute pour moi que ces boules sidérophiles proviennent d'une portion transformée du noyau et d'une sorte de bourgeon

nucléaire qui ou bien (*b* et *c*) est resté adhérent au noyau, ou bien (*a*) s'en est séparé. En *B*, dans la rangée nucléaire de gauche, et en *B*[1] dans les deux rangées où les noyaux normaux et clairs sont absents, cette absence me paraît à coup sûr être due à ce que ces noyaux se sont transformés en boules sidérophiles. Ces boules, plus volumineuses que dans les espèces précédemment décrites, sont disposées le plus souvent très régulièrement en une file horizontale (rangée de droite en *B*); mais il peut y avoir deux files superposées, comme on le voit dans le dessin *B*[1] en *b* et *b*[1], et aussi en partie dans la rangée gauche de *B*. L'existence de deux files superposées de boules est sans doute due à ce que le noyau s'est partagé en deux parties dont chacune a subi la transformation sidérophile; ainsi, dans le dessin *B*, le petit noyau clair *a* serait le conjoint de la boule qui lui fait vis-à-vis, attendant encore sa tranformation en substance sidérophile. Quant à l'appareil cilié, il n'offre rien de particulier; comme toujours, les membranelles sont insérées sur des corpuscules basaux, desquels partent ici des racines simples. On peut constater que ces racines entrent en rapport direct par leur extrémité profonde avec les boules sidérophiles, avec celles au moins du rang le plus superficiel. Ce rapport n'a rien de surprenant, puisque nous avons vu les racines entrer en relation de contact avec les noyaux, et puisque nous savons d'autre part que les boules sidérophiles proviennent des noyaux transformés.

Les coupes longitudinales et horizontales *A*, *A*[1], sont très instructives. La coupe *A* intéresse la papille de façon à montrer les deux membranelles *m. b.* des deux touffes opposées. Au-dessous d'elles se voit une ligne noire continue, qui est le cordon basal *c. b.* formé par la fusion des corpuscules basaux. On voit très nettement, au-dessous de ce cordon basal, une bande grise très peu haute *r*; elle est la section suivant son plan de la lame radiculaire que forment en se fusionnant dans le sens longitudinal les fibres radiculaires d'une même rangée. Dans sa partie moyenne, la coupe nous offre les boules sidérophiles *b.*, confusément alignées d'avant en arrière et les noyaux *n.* des cellules différentes. A remarquer la forme alternativement renflée

et rétrécie de la papille branchiale suivant sa longueur.

La coupe A^1, plus intéressante que la précédente, passe tangentiellement par la région ciliée elle-même. Moniliforme comme précédemment dans le sens longitudinal, la papille présente une série de renflements, dont chacun loge une rangée de six ou sept noyaux allongés d'avant en arrière *n. c.*; ce sont les noyaux des cellules ciliées. Il est à noter qu'il n'y a aucune trace de limites cellulaires ni entre les noyaux d'une même rangée ni entre les diverses rangées nucléaires. Plus superficiellement que ces noyaux on aperçoit six lignes noires *c. b.*, qui courent sans interruption tout le long de la papille; ce sont les cordons basaux; leur constitution par la fusion des corpuscules basaux se reconnaît en certains points, où l'on voit dans le cordon basal gris plutôt que noir s'aligner des granules très intensément colorés. Au-dessous et le long des cordons basaux se voient les boules sidérophiles *b.*; en plusieurs endroits leur alignement est très manifeste et très évidente aussi est la correspondance des rangées longitudinales de boules avec les cordons basaux.

Les papilles branchiales de *Diplosomoides Lacazei* (Pl. XIV, fig. 10) offrent essentiellement les mêmes dispositions, plus schématiquement exprimées peut-être. La coupe transversale *A* de la papille présente la section de sept membranelles *m. b.*, de leurs cordons basaux *c. b.* sous la forme d'autant de corpuscules basaux diplococciques, et de leurs lames radiculaires ou racines *r*. Sept noyaux allongés verticalement aplatis dans le sens latéral, tout à fait homogènes et fortement sidérophiles, forment une rangée très régulière. Entre ces noyaux et les corpuscules basaux s'alignent sept boules volumineuses, sidérophiles et grisâtres. Les racines les longent, pour atteindre les noyaux, le long desquels certaines se dirigent, pour les dépasser même.

La coupe tangentielle, longitudinale et horizontale, qui est figurée en *B*, montre de distance en distance les renflements nodaux de la papille. Ils contiennent les rangées transversales des noyaux des cellules ciliées *n. c.*, au nombre de sept; ces noyaux sont très allongés d'avant en arrière et très aplatis

transversalement, presque homogènes et uniformément sidérophiles. Par-dessus le plan de ces noyaux courent les lignes basilaires ou cordons basaux *c. b.*, en nombre égal à celui des noyaux; au niveau des parties renflées et nucléées, ces cordons basaux sont très grêles et peu distincts, car on comprend qu'une même coupe, qui les présente nets et entiers au niveau des parties rétrécies, les entame à peine dans les parties renflées. De chaque côté de la rangée nucléaire se trouve un rang de boules sidérophiles *b.*, au nombre de sept pour chaque rangée. Il existe en outre, dans le cytoplasme qui avoisine les noyaux et qui contient les boules, des granules ou boulettes sidérophiles de plus petit calibre, disposés sans ordre.

D'autres Ascidies, *Fragarium elegans*, *Morchellium argus*, offrent des figures très analogues (Pl. XIV, fig. 11). Sur la coupe transversale de la papille de *Fragarium* (dessin *A*), on retrouve les membranelles *m. b.*, au nombre de six, peut-être de sept, leurs corpuscules basaux *c. b.* et leurs racines *r.*, puis les noyaux des cellules ciliées *n. c.* On voit en *n.* les noyaux des éléments non ciliés; à côté d'eux se trouvent des corps homogènes et sidérophiles, sans doute produits par ces noyaux. Le cytoplasme de la région ciliée est rempli de boules sidérophiles; on en voit aussi quelques-unes au niveau des éléments non ciliés. Il y a d'abord dans la région ciliée une première rangée de boules *b.*, au nombre de sept; elles contractent des relations intimes avec les racines qui semblent s'y terminer. Plus profondément le cytoplasme supra-juxta- et infranucléaire est plein de boules semblables, celles de la région infranucléaire étant seulement moins colorables. On a l'impression que, pour les zones supra- et juxtanucléaires tout au moins, le désordre de ces boules n'est qu'apparent et que de chacune des boules de la rangée superficielle part une chaîne verticale de boules, qui longe le noyau et qui se disloque pour former les boules irrégulièrement distribuées de la région cytoplasmique profonde. Il vaudrait mieux dire peut-être que les boules disposées sans ordre dans cette région montent vers la surface en régularisant leur disposition pour s'aligner finalement dans la rangée la plus superficielle.

J'ai représenté dans les deux dessins *B* et *B*[1] le groupe des

noyaux des éléments ciliés dans deux papilles différentes. On y voit que chaque noyau loge un certain nombre de sphérules sidérophiles de taille variable, à contours un peu estompés, dont l'aspect est très semblable à celui des boules sidérophiles libres dans le cytoplasme, que montrait le dessin *A*. D'ailleurs, dans le dessin B^1, on voit l'une de ces boules à côté et en dehors du noyau. Il semble très probable que ces sphérules intranucléaires puissent être mises en liberté soit par bourgeonnement nucléaire soit plutôt par disparition du contour nucléaire. Il n'est pas douteux qu'elles soient dues à une dégénérescence nucléaire très particulière.

Perophora Listeri présente des dispositions très semblables à celles de *Fragarium elegans*. Les membranelles y sont aussi au nombre de six. Au-dessous d'elles règnent six rangées de corps sidérophiles correspondant à un même nombre de séries de noyaux situés plus profondément; tantôt il n'y a vis-à-vis de chaque noyau qu'un seul corps sidérophile, tantôt il y en a deux ou même trois superposés, qui sont alors plus petits que le corps unique. Je n'ai pas vu de grains ou boules sidérophiles dans la région infranucléaire du cytoplasme. Il semble qu'ici aussi, comme chez *Fragarium*, les corps sidérophiles prennent naissance par fragmentation du noyau ou émission de lobes nucléaires. Mais à cause de la petitesse des éléments, plus grande encore que chez *Fragarium*, il m'est impossible d'affirmer la réalité de ce processus.

Chez *Clavellina lepadiformis*, la disposition générale est la même essentiellement que dans les cas précédents; mais les granules sidérophiles sont petits et nombreux.

3° *Cellules des tentacules des Bryozoaires ectoproctes.*

La grande monographie de Calvet (1900) contient un certain nombre de données sur la structure des tentacules des Bryozoaires ectoproctes et particulièrement de leurs cellules ciliées. Il décrit et figure (Pl. II, fig. 4 et 5) la coupe transversale du tentacule, en forme de triangle isocèle. Il reconnaît sur cette coupe transversale que l'épithélium tentaculaire comprend dix cellules,

dont trois occupent le bord interne ou sommet, trois le bord externe ou base, et deux paires sont rangées sur les côtés. Les trois cellules internes serrées l'une contre l'autre sont pourvues d'un noyau allongé, se colorant vivement, « à réseau chromatique tellement dense, qu'il présente le caractère « massif ». Le noyau des cellules latérales et celui des cellules externes sont différents. Les cils vibratiles sont portés par les trois cellules internes et probablement aussi par les deux cellules latérales; mais il est difficile d'être fixé à cet égard, les fixateurs dénaturant toujours les cils. La description spéciale et très détaillée que Calvet donne plus loin (p. 135) du tentacule de *Membranipora* et d'*Alcyonidium* ne diffère pas beaucoup de la précédente. Selon les espèces, tantôt les cellules internes seules ont des cils, tantôt les cellules latérales en sont aussi pourvues. Les figures (Pl. VI, fig. 8 et Pl. VII, fig. 10) qui illustrent cette description sont assez inexactes. En somme, ce que Calvet a reconnu de plus intéressant, comme on le verra ci-dessous, c'est la colorabilité intense des noyaux des cellules ciliées internes.

Mes observations ont porté seulement sur *Bugula* et *Alcyonidium* et surtout sur ce dernier.

Chez *Alcyonidium* (Pl. XIV, fig. 12), la coupe transversale du tentacule (dessin *B*) a la forme d'un triangle isocèle très régulier, quand le plan de section est rigoureusement transversal. Ce tentacule porte trois membranelles, l'une apicale (*m. b. a.*) située au sommet du triangle, les autres latérales (*m. b.*) répondant à l'union des deux tiers supérieurs et du tiers inférieur des côtés. La membranelle apicale est double et résulte de l'accolement de deux bandes parallèles, dont la section figure deux cils. Chacun de ceux-ci naît d'un corpuscule basal simple, *c. b.*, qui forme en se soudant aux corpuscules de la même rangée une ligne basilaire continue. De ces corpuscules plonge dans le protoplasme une bande plasmique, plus colorable que le reste du cytoplasme, et représentant une racine ciliaire *r.* unique, en réalité un bourrelet radiculaire. Les membranelles latérales *m. b.*, *m. b.*, ont une constitution différente. De chaque côté il en existe deux, rapprochées l'une de l'autre en une paire et comme conjuguées. Chacune comprend deux cils coalescents insérés sur deux cor-

puscules basaux *c. b.* et une seule racine triangulaire *r.* On voit enfin habituellement, de chaque côté et un peu au-dessous des corpuscules basaux de la membranelle apicale, un diplosome vertical duquel part une courte racine mais qui ne porte pas de cils.

A la membranelle apicale correspond un noyau clair *n. c.*, de forme ovalaire en section transversale, situé juste au-dessous du bourrelet radiculaire *r.* de la membranelle. De chaque côté de lui se trouvent deux noyaux ou plutôt deux corps nucléaires *n. n.*, qui, sidérophiles et homogènes qu'ils sont, n'ont plus que l'apparence de noyaux. Il ne paraît pas y avoir de noyaux spéciaux, affectés particulièrement aux membranelles latérales *m. b.* Les autres noyaux *n.*, d'ailleurs disposés avec une grande symétrie, ont les caractères ordinaires. Le tout est recouvert d'une cuticule *cu.*, colorable par le vert-lumière, que traversent les cils pour s'insérer sur les corpuscules basaux. La cavité du tentacule contient des cellules sanguines variées; sa paroi est doublée intérieurement par des fibrilles musculaires *f. m.*

La coupe longitudinale *A* passe à peu près verticalement par la médiane du triangle, intéressant la membranelle apicale *m. b. a.*, dont les cils sont distincts; au-dessous se voit la cuticule *cu.*, doublée plus profondément par une ligne de corpuscules basaux *c. b.* encore apparents. Les noyaux clairs *n. c.* de la coupe transversale *A* se retrouvent dans le cytoplasme sous-jacent, chacun appartenant à une cellule assez bien délimitée. Une rangée de corps arrondis ou anguleux *n. n.*, d'un noir intense et absolument homogènes, escortent ces noyaux clairs; ils sont en bien plus grand nombre que les noyaux clairs. Ce sont aussi des corps nucléaires, comme on peut s'en convaincre sur des coupes où la décoloration a été poussée plus loin. Ces rangées de corps nucléaires intensément sidérophiles sont visibles sur les coupes longitudinales des tentacules examinées à de très faibles grossissements et donnent à ces coupes un aspect tout à fait caractéristique. En *n.* se voient les noyaux ordinaires. En *f. m.*, des fibres musculaires doublent la paroi de la lacune centrale du tentacule.

La coupe longitudinale A^1 est orientée un peu autrement. Elle présente toujours la membranelle apicale *m. b. a.*, intéressée suivant son plat et dont les cils constituants sont à peine dis-

tincts. On y voit une série de noyaux apicaux *n. c.* Chacun de ceux-ci a une forme allongée et se décompose en trois lobes plus ou moins complètement séparés. Le long de ces noyaux *n. c.*, règne une rangée de corps nucléaires noirs *n. n.*; l'autre rangée n'est entamée par la coupe que très incomplètement, et pour cette raison les corps nucléaires y sont très estompés. Il est remarquable de constater que le nombre des corps noirs *n. n.* est triple de celui des noyaux et qu'à chaque noyau *n. c.* paraissent correspondre trois de ces corps, un par lobe nucléaire. Tout se passe comme si les noyaux clairs *n. c.* subissaient une amitose les fragmentant en lobes qui s'individualisent ensuite et éprouvent une dégénérescence particulière les rendant sidérophiles.

4° *Résumé et considérations générales.*

L'épithélium des branchies des Acéphales, des papilles branchiales des Ascidies et des tentacules des Bryozoaires ectoproctes comprend plusieurs espèces cellulaires. En parlant de cellules, il ne faut pas se montrer trop exigeant sur la délimitation des territoires cellulaires; car souvent toute limite fait défaut, et la constitution de l'épithélium paraît être plutôt syncytiale (beaucoup de Lamellibranches, Ascidies, Bryozoaires). On peut décrire trois sortes principales de cellules (Fig. II).

Ce sont d'abord des cellules épithéliales indifférentes, aciliées (*c. c.*), qui dans certains cas peuvent offrir des phénomènes de sécrétion glandulaire (Pl. XIII, fig. 6) (*Arca*, *Pectunculus*, *Cynthia*) ou être pigmentées (*Pectunculus*, *Cynthia*).

Ce sont en second lieu des cellules ciliées ordinaires, c'est-à-dire dont les cils ne sont pas soudés en membranelles. Chez les Mollusques acéphales, ces cellules affectent des types assez variés selon les espèces, qui ont été décrits par divers auteurs. Il suffit d'en distinguer deux catégories. L'une, sur laquelle il n'y a rien à dire de particulier, est semblable aux cellules vibratiles qu'on trouve en tant d'autres organes; ce sont ces cellules ciliées ordinaires qui tapissent toujours chez les Lamellibranches le bord libre de la branchie (Fig. II, *c. c.*). L'autre catégorie présente au contraire des caractères très spéciaux.

J'ai désigné ces éléments sous le nom de grandes cellules ciliées, pour rappeler le grand développement qu'y atteignent leurs cils, aussi puissants sinon plus que ceux des membranelles. Ces grandes cellules ciliées sont réparties en une ou plusieurs rangées, selon les genres, sur les flancs de la lame branchiale (Fig. II, *g. c. c.*). On reconnaît le nombre de ces rangées en examinant sur des coupes tangentielles de la face latérale de la branchie les plaques corpusculaires basales, dont le nombre correspond sans doute à celui des cellules; on voit alors que ces plaques varient beaucoup d'un genre à l'autre, par leur nombre, leur largeur et leur arrangement (Fig. III). Chez *Arca*, ces grandes cellules ciliées offrent une disposition très particulière; plusieurs d'entre elles portent un seul organe ciliaire formé par un cil puissant, un gros corpuscule basal et une racine longue et épaisse (Pl. XIII, fig. 5). Le cytoplasme des grandes cellules ciliées est souvent sombre et semé de grosses granulations; le noyau est fréquemment rendu presque homogène par une sidérophilie très accentuée. Bref ces grandes cellules ciliées en imposent par plusieurs caractères pour des cellules à membranelles, avec lesquelles on pourrait les confondre.

Les cellules à membranelles, qui forment la troisième catégorie (Fig. II, *c. m.*) sont celles qui font l'objet spécial du présent travail.

Chez les Mollusques lamellibranches, ces cellules sont disposées en une seule rangée sur le flanc de la lame branchiale, de telle façon que sur la coupe frontale (vertico-transversale) de cette lame, on ne voit qu'une seule cellule (Fig. I, *A*, Fig. II, *c. m.*). Sur une coupe perpendiculaire à la précédente, c'est-à-dire horizontale et transversale (Fig. I, *B*) on reconnaît la série des cellules qui forment la rangée; on voit que chacune porte deux corpuscules basaux, desquels s'élèvent deux cils d'abord distincts, puis confondus pour constituer un des éléments de la membranelle. Sur une coupe tangentielle intéressant la face superficielle des cellules (Fig. I, *C*) on aperçoit des cordons sombres formés chacun de la double série de corpuscules basaux sur lesquels se dresseraient, dans une coupe plus superficielle encore, les deux séries de cils de la membranelle; c'est la coupe transversale de ces cordons basaux qui fournit

l'image de la Figure I, *B*. Les cellules à membranelles sont absentes chez *Arca*, *Pectunculus*, *Anomia*.

Chez les divers types d'Ascidies examinés (*Botryllus*, *Botrylloides*, *Cynthia*, *Diplosomoides*, *Ciona*, *Fragarium*, *Morchellium*, *Clavellina*, *Perophora*, *Leptoclinum*), les cellules à membranelles sont très semblables par leur disposition et leurs caractères. Il y en a six ou sept rangées sur la tranche de la branchie (Pl. XIII, fig. 7, Pl. XIV, fig. 9). A ces rangées cellulaires correspondent autant de rangs de cordons basilaires et de membranelles. Ces membranelles, dont le plan est parallèle à l'axe longitudinal de la branchie, règnent sur toute la longueur de celle-ci, produites chacune par toutes les cellules d'une même rangée.

Chez les Bryozoaires ectoproctes (*Alcyonidium*, *Bugula*), les cellules à membranelles sont disposées en trois groupes ayant sur la coupe transversale du tentacule une localisation très précise (Pl. XIV, fig. 12). Les cellules sont d'autre part sériées dans le sens de la longueur du tentacule, et toutes celles d'un même groupe concourent en commun à la production d'une membranelle, dont le plan est longitudinal et parallèle à l'axe du tentacule.

Je désire insister particulièrement à présent sur les caractères cytologiques des cellules à membranelles.

L'appareil cilié à membranelles se compose toujours des trois parties fondamentales constitutives de tout appareil cilié : le cil, le corpuscule basal, la racine.

Puisqu'il s'agit de membranelles, les trois parties des individus ciliaires successifs sont soudées plus ou moins complètement aux parties correspondantes des individus ciliaires précédent et suivant : les cils, pour former la membranelle, les corpuscules basaux pour donner lieu à une ligne basilaire ou cordon basal, les racines en produisant une lame radiculaire. Chacune de ces parties peut affecter des dispositions assez spéciales. Tantôt le cil est unique (Ascidies) ; tantôt il est double (la plupart des Acéphales, Bryozoaires) et les deux cils se réunissent à peu de distance de la surface épithéliale en un cil unique ou même demeurent indépendants et parallèles ; il y a donc des membranelles uniciliées et des membranelles biciliées,

c'est-à-dire comprenant en épaisseur soit un soit deux cils.

Corrélativement, les corpuscules basaux sont simples ou doubles dans les mêmes espèces dont les membranelles sont unciliées ou biciliées; dans le premier cas le cordon basal est une ligne simple et étroite; dans le second cas c'est une bande assez large bordée par deux lignes basilaires plus sombres que forment les corpuscules basaux. D'autre part, dans le sens de la hauteur, tantôt le corpuscule basal est un simple grain et le cordon basal une simple ligne, tantôt (*Unio*, *Cardium*, *Donax*), il y a deux grains unis en diplocoque et le cordon basal doit être formé de deux lignes superposées (Pl. XIII, fig. 1).

Les faits les plus intéressants concernent la disposition des racines. Celles-ci sont simples, toutes les fois que les cils et les corpuscules basaux le sont aussi (la plupart des Ascidies examinées (Pl. XIII, fig. 7, Pl. XIV, 9). Cependant chez *Cynthia*, bien que le corpuscule basal soit unique, il en part une fourche de deux racines qui vont rejoindre les racines voisines (Pl. XIII, fig. 8). Il est probable que chez les Bryozoaires les cônes radiculaires sombres qui émanent des deux corpuscules basaux juxtaposés sont formés par la fusion de deux racines. Chez presque tous les Acéphales (*Mytilus*, *Unio*, *Dreyssena*, *Cardium*, *Tapes*) les racines affectent une disposition très particulière (Pl. XIII, fig. 1), qui a successivement échappé à **Engelmann**, à **Rabl**, à **Vignon**, et dont chacun de ces auteurs n'a fait qu'entrevoir une partie. De chacun des deux corpuscules basaux de la même cellule partent deux racines, l'une externe, l'autre interne; les racines externes se dirigent chacune vers la face latérale correspondante de la cellule; les racines internes se croisent sur la ligne médiane et vont rejoindre, grâce à ce croisement, chacune la racine externe du côté opposé. Il en résulte la formation de deux lames radiculaires, divergentes, en forme de triangle curviligne très allongé, en forme de sabre recourbé, les deux sabres croisés comme dans un trophée. Il est possible que cette curieuse disposition existe aussi dans les cas où j'ai cru avoir affaire à des racines bifurquées ou même à des racines simples. La petitesse des objets ne me permet pas de m'en assurer.

L'intérêt que présentent ces dispositifs de l'appareil à mem-

branelles ne nous apparaît que comme purement morphologique, ou du moins on ne peut que tout à fait hypothétiquement imaginer leur signification physiologique, celle par exemple des lames radiculaires triangulaires et croisées. La portée physiologique d'un autre fait morphologique, sur lequel j'insisterai, est au contraire évidente de prime abord. Toutes les cellules à membranelles, de constitution assez variée, que j'ai décrites chez les Acéphales, les Ascidies et les Bryozoaires ectoproctes, présentent malgré les différences morphologiques qui les séparent un point de structure commun. Se retrouvant dans les cellules à membranelles de groupes si éloignés cependant, ce détail structural a sans doute une grande importance fonctionnelle. Je veux parler de cette substance sidérophile qui tantôt imprègne le noyau et le rend homogène et plus colorable, tantôt s'individualise en boules situées dans le cytoplasme.

Aucun auteur n'a signalé l'état particulier du noyau que j'ai observé. Mais plusieurs ont indiqué plus ou moins explicitement l'existence des boules sidérophiles.

Wallengren (1905) les a observées chez l'Anodonte, sans d'ailleurs dire qu'elles sont particulières aux cellules à membranelles dont il ne prononce même pas le nom, et sans figurer d'autres cellules que les éléments ciliaires dont il étudie la mitose. « Dans le cytoplasme, dit-il, on voit dans beaucoup de cellules vibratiles une quantité plus ou moins grande de granules ronds ou assez irréguliers, fortement colorables par l'hématoxyline au fer de Heidenhain. Ils siègent d'habitude entre le noyau et la surface cellulaire, et ce n'est que rarement que j'en ai observé de semblables dans la partie interne du corps cellulaire au-dessous du noyau. Dans beaucoup de cellules on voit en outre un corps assez gros, vivement coloré en noir et à contour net et arrondi, qui est situé immédiatement contre l'extrémité externe du noyau ou bien un peu plus rapproché de la surface cellulaire libre que du noyau. Ce corps existe sur beaucoup de préparations dans la plupart des cellules vibratiles, et en raison de ses réactions coloratives on peut lui attribuer une nature centrosomique. Cependant il n'est constant ni par la taille ni par la situation, et dans beaucoup de cellules il existe deux ou plusieurs de ces corps groupés, et au centre d'autres corps plus petits. Comme la nature de ces corps n'est pas d'un grand intérêt pour la question présente, je n'insisterai pas davantage ici sur leur mode de formation, mais je ferai seulement ressortir que selon toute vraisemblance ces corpus-

cules sont des formations fortement chromatophiles cédées par le noyau au protoplasme. De tels corpuscules ont été observés par plusieurs auteurs (**Van der Stricht**, 1893, **Hammar**, 1897, **Zimmermann**, 1898, **Henry**, 1900) dans diverses cellules vibratiles et ont été mis en rapport avec l'activité sécrétoire de la cellule. Les cellules vibratiles des branchies des Acéphales paraissent être sécrétrices, bien qu'il existe encore des cellules muqueuses distinctes qui ne sont pas vibratiles ».

Vignon (1901), qui représente assez exactement les cellules des branches des Ascidies (Pl. XXIII, fig. 1) a très bien vu, chez *Anurella*, les globules sidérophiles sous-jacents à la bordure ciliée; il ne les interprète pas et dit seulement qu'ils sont trop gros pour être confondus avec des centrosomes.

Un passage du grand mémoire de **de Beauchamp** (1909) sur les Rotifères fait soupçonner qu'il a vu dans les cellules de la couronne vibratile de ces animaux quelque chose d'analogue à ce que nous avons décrit dans d'autres groupes. « Enfin, dit-il (p. 139) il existe un dernier ordre d'inclusions, petits grains ou vacuoles, arrondis ou irréguliers, colorés par le Lichtgrün (fig. 34), qui rappellent tout à fait les grains d'excrétion que nous allons trouver dans l'estomac et semblent bien représenter une sécrétion propre de la couronne; car on les trouve dans les protoplasmas tout à fait intacts. Il y a là une question fort intéressante : la couronne... est une des principales surfaces par laquelle puissent se faire les échanges entre l'animal et le milieu, et il ne serait pas étonnant d'y trouver une sécrétion. » Cependant les boules signalées par **de Beauchamp** sont sous-nucléaires et n'ont pas avec l'appareil cilié les relations directes que je leur ai assignées.

Mes observations ne me laissent guère de doute sur la signification morphologique et sur la portée physiologique des faits que j'ai décrits et que je résumerai brièvement.

Il s'agit dans beaucoup de cas d'une modification profonde de l'aspect du noyau, qui devient homogène et sidérophile; la chromatophilie est d'ailleurs très particulière et ne saurait être prise par un cytologiste un peu exercé pour une hyperchromatose, mais est due à une substance spéciale qui imprègne le noyau. La transformation nucléaire peut être dans certains cas poussée si loin qu'on se prend à douter d'avoir sous les yeux un noyau, et qu'on pourrait croire avoir affaire à un corps spécial. J'en donnerai pour exemple les noyaux des grandes cellules ciliées

latérales chez *Arca* (Pl. XIII, fig. 5) et surtout les deux corps nucléaires noirs qui flanquent chez *Alcyonidium* de chaque côté le noyau normal de la membranelle apicale (Pl. XIV, fig. 12). Tantôt la transformation sidérophile porte sur un noyau indivis et dont la forme est conservée (*Arca*). Tantôt (*Alcyonidium*) elle est précédée d'une amitose nucléaire; le noyau se partage en lobes qui s'isolent ensuite en autant de corps nucléaires noirs.

Cet état mène directement à un autre dont j'ai observé chez les Ascidies (*Ciona*, *Fragarium*) des exemples suggestifs. Chez *Ciona*, le noyau paraît subir aussi une amitose, et se diviser en deux ou plusieurs corps, qui tôt ou tard, et les uns après les autres, perdront leur caractère normal de noyaux clairs et structurés pour devenir des boules homogènes et sidérophiles (Pl. XIV, fig. 9, *B*). Quand le processus aura atteint tous les noyaux d'une papille branchiale, il ne restera plus de noyaux normaux et clairs, qui auront été remplacés par les boules. Chez *Fragarium* les choses semblent se passer un peu différemment; c'est dans l'intérieur même du noyau indivis que paraissent les boules sidérophiles; celles-ci sont émises ensuite par le noyau ou mises en liberté par la destruction de ce dernier (Pl. XIV, fig. 11, *B*, B^1).

Dans la forme la moins accentuée que puissent prendre ces phénomènes (*Mytilus*, *Cardium* et autres), la plupart des noyaux demeurent clairs, et ne donnent naissance à aucun corps sidérophile notable. Cependant la zone de cytoplasme sous-jacente aux corpuscules basaux est composée d'une substance chromophile ou semée de fines granulations sidérophiles. Je crois qu'il s'agit là de la formation de la même substance que celle qui imprègne le noyau ou qui se concrète en grosses boules sidérophiles dans le cytoplasme, mais qui se répand ici dans le protoplasme à l'état diffus ou finement granuleux.

Les faits que je viens de résumer me paraissent prouver qu'il s'accomplit, dans les cellules à membranelles des groupes que j'ai étudiés, des phénomènes de sécrétion d'un ordre très particulier, ainsi que déjà **Wallengren** l'a indiqué pour les Acéphales. Ils consistent dans la formation d'une substance sidérophile,

diffuse, granuleuse ou même concentrée en boules. Cette substance provient du noyau. C'est elle qui empâte ce noyau et le rend homogène et fortement chromophile, au point de faire méconnaître sa véritable nature, ou bien elle se concrète en boules dans l'intérieur du noyau lui-même. Du noyau où elle a pris naissance, elle se répand dans le cytoplasme, soit par destruction du noyau entier, soit à la suite de la séparation de bourgeons nucléaires, soit enfin par émission de boules et de granules dans le cytoplasme, sans que j'aie pu préciser le mode de l'émission.

La transformation que subit le noyau est certainement d'ordre dégénératif, puisqu'elle peut aboutir à la disparition totale de ce noyau. Elle rappelle, quoique d'assez loin, divers phénomènes signalés dans les cellules glandulaires, par exemple par **Van der Stricht, Henry** (1900), **Fuchs** (1904), **Ikeda** (1906), dans les cellules épithéliales de l'épididyme, où l'on voit, à la suite d'une amitose nucléaire, des noyaux dégénérer et les produits de sécrétion se former aux dépens de ces noyaux dégénérés.

En tout cas, les corps sidérophiles dont il s'agit ne sont sûrement pas de nature mitochondriale; car j'ai pu constater chez diverses Ascidies (*Perophora*, *Diplosomoides*, *Fragarium*, *Leptoclinum*) que, ni par le liquide de Regaud et la coloration au fer, ni par le liquide et la coloration de Benda, ils ne prenaient électivement et intensément la couleur à la façon des mitochondries.

Les phénomènes, que je viens de décrire, pour n'être pas strictement limités aux cellules à membranelles, y sont cependant le plus marqués et y sont constants. Les cellules indifférentes ne les présentent pas, et quand elles sont glandulaires (*Arca*, *Pectunculus*, *Cynthia*) leur produit de sécrétion est tout différent et se forme certainement par un tout autre mécanisme. Quant aux cellules ciliées ordinaires et sans membranelles, celles qui siègent sur les flancs de la lamelle branchiales des Acéphales et dont les cils atteignent ou dépassent même en longueur ceux des membranelles, partagent avec les cellules à membranelles les caractères cytologiques de ces dernières; chez *Arca*, dépourvue de membranelles, les noyaux de ces puissantes ciliées sont remarquablement sidérophiles; chez

Donax et *Nucula* le cytoplasme contient de nombreux et gros grains sidérophiles; il en est de même chez *Pectunculus*; le cytoplasme des grandes cellules ciliées est chez *Tellina* sombre et finement grenu comme celui des cellules à membranelles.

C'est donc que ces caractères, s'ils ne sont pas absolument propres aux cellules à membranelles, appartiennent tout au moins aux cellules ciliées en général dont l'activité est plus puissante et chez lesquelles ils ont une grande valeur fonctionnelle. On peut penser que la formation de la substance sidérophile est liée au fonctionnement particulièrement actif de ces cellules. On y est d'autant plus autorisé qu'il y a des rapports étroits entre les puissantes racines des membranelles et d'autre part soit les noyaux soit les boules sidérophiles. Dans plusieurs espèces, les boules sont alignées régulièrement en même nombre que les membranelles, et chacune d'elles entre en relation avec une racine (Pl. XIV, fig. 9, 10, 11). Il est possible que les boules de sécrétion dont il s'agit ici soient physiologiquement analogues aux sarcosomes des cellules musculaires, bien que leur origine soit différente de celle de ces derniers; on ne voit pas pourquoi le mouvement ciliaire, surtout celui de cils remarquablement puissants, ne consommerait pas des matériaux, tout comme le mouvement musculaire. L'idée du rôle fonctionnel de ces produits de sécrétion des cellules ciliées a été émise déjà, assez évasivement il est vrai, par **Wallengren** et de **Beauchamp**.

Les cellules à membranelles ont montré, au point de vue de leurs noyaux et des produits de sécrétion émis dans le cytoplasme, des différences assez notables, selon les espèces examinées d'abord, et ensuite suivant les points de l'organe chez un même individu. Les différences locales sont sans doute l'expression d'états fonctionnels différents. Je crois en effet que, comme toute cellule glandulaire, la cellule à membranelles passe par des phases successives du singulier processus qu'elle nous révèle. Ce processus est sans doute continu, et il se produit, sans relâche probablement, des boules dont la substance est consommée. Comme en dernière analyse c'est du noyau que ces boules tirent leur origine, il faut que le noyau détruit ou

épuisé par la production dégénérative se reforme ou se régénère. Je n'ai cependant pas pu assister à la régénération des noyaux, qui est peut-être saisonnière. Quant aux différences que j'ai observées suivant les espèces examinées, avant de les déclarer spécifiques, il me paraît préférable de croire qu'elles sont dues, comme les différences locales, à des états fonctionnels différents. Je n'ai en tout cas pas examiné assez d'individus de la même espèce pour pouvoir les considérer dès à présent comme spécifiques.

Explication des Planches.

Planche XIII.

Fig. 1. — *Cellules d'angle* (Eckzellen) *des branchies des Acéphales, avec leurs membranelles. — A, B, Mytilus edulis; C. Unio pictorum; D, Cardium edule.*

A. Vue de face des cellules, obtenue par une coupe tangentielle de l'épithélium (direction *C* du schéma). Chaque cellule, dont on voit les limites, porte une double rangée de corpuscules basaux, confondus dans chaque rangée de manière à figurer une ligne à peu près continue, le cordon basal, *c. b.*^{1,2}. Sublimé, coloration au fer. × 750.

B. Coupe verticale de l'épithélium (direction *B*), d'après une préparation du professeur agrégé Champy (liq. de Bouin, coloration au fer. × 750). Chaque cellule porte deux corpuscules basaux *c. b.*^{1,2}, ou plutôt deux grains qui sont la coupe des deux cordons basaux de la figure précédente. Sur chaque corpuscule basal se dresse un cil qui est l'un des constituants d'une lame ciliée; ce cil s'unit à quelque distance au-dessus de l'épithélium avec son congénère du côté opposé (*c.*^{1,2}) pour former une membranelle bilamellaire *m. b.* De chaque paire de grains corpusculaires basaux partent quatre fibrilles radiculaires ou racines, dont chaque corpuscule fournit deux. Les deux racines issues du même grain basal divergent fortement, et chacune s'unit à angle aigu avec l'une des deux racines émanées de l'autre grain basal. Il en résulte dans chaque cellule deux lames radiculaires de forme longuement triangulaire divergentes; chacune d'elles se rapproche de la face latérale de la cellule, où elle s'unit avec une lame radiculaire de la cellule voisine en une cloison corrrespondant à la ligne intercellulaire. Les limites cellulaires ne sont pas visibles; il est probable qu'elles n'existent que dans la partie superficielle de l'épithélium, et que la zone profonde de l'épithélium est syncytiale.

C. Coupe verticale de l'épithélium branchial d'*Unio* (direction *B*). La disposition est la même que précédemment, mais beaucoup plus effacée. Liq. de Bouin; coloration au fer, éosine, vert-lumière. × 750.

D. Cardium edule. — Coupe verticale (direction *B*) de l'épithélium branchial intéressant une rangée de cellules d'angle. La vue superficielle n'a pas été figurée; elle est semblable à celle de la figure *A*. Chaque

cellule porte une membranelle composée de deux rangs d'individus ciliaires. Il y a dans chaque cellule deux corpuscules basaux diplococciques, qui sont la coupe de deux cordons basaux. De chaque corpuscule basal superficiel part un cil d'abord vertical, rigide et épais, qui s'infléchit ensuite vers son congénère pour se confondre avec lui. De chaque corpuscule basal profond partent deux racines. De celles-ci l'une, externe, se dirige obliquement en dehors vers les côtés de la cellule; l'autre, interne, se dirige vers l'axe de la cellule, croise la racine interne venue du corpuscule basal voisin, et atteint le côté de la cellule opposé à celui où se termine la racine externe. La racine externe du corpuscule 1 et la racine interne du corpuscule 2 se réunissent en une lame radiculaire triangulaire. Les lames radiculaires de chaque cellule se confondent avec les lames radiculaires des cellules précédente et suivante en une cloison radiculaire située au niveau de l'interligne cellulaire. Les cellules sont revêtues par un plateau muqueux dans lequel on voit de délicates *Kittleisten* diplococciques, que prolonge en dessus et en dessous une ligne intercellulaire extrêmement fine. Le protoplasme cellulaire entre les lames radiculaires est grenu; la partie basale du corps cellulaire est grossièrement granuleuse; les lames radiculaires et l'espace sus-nucléaire sont homogènes. Liq. de Bouin; fer, éosine, vert-lumière. × 750.

FIG. 2. — *Coupes de la lame branchiale de* Nucula sulcata.

A. Coupe frontale; — *c. m.*, cellules à membranelles à noyau trilobé; *g. c. c.*, grandes cellules ciliées; *c. e.*, cellules épithéliales aciliées; *c. c.*, cellules ciliées du bord libre de la branchie.

B. Coupe transversale et horizontale, intéressant les grandes cellules ciliées, pour montrer les deux zones du cytoplasme, granuleux et homogène, et les grands noyaux trilobés.

Liq. de Bouin; fer, éosine, vert-lumière. × 750.

FIG. 3. — *Lamelle branchiale de* Tellina donacina (*section vertico-longitudinale suivant la direction A*). — *n. c.*, noyaux des cellules à membranelles; *m. b.*, quatre paires de membranelles; *c. c.*, cellules indifférentes; *c. c.*, cellules ciliées ordinaires; *c.*, axe conjonctif de la lamelle branchiale; *cu.*, cuticule; *p.*, plateau; *c. b.*, cordon basal. — Liq. de Bouin; éosine, fer, vert-lumière. × 750.

FIG. 4. — *Coupes de lamelles branchiales de* Donax.

A. Coupe verticale; — *m. b.*, *m. b.*, les deux touffes de membranelles; *n. c.*, noyaux noirs des cellules à membranelles; *c. c. t.*, cellule ciliée ordinaire, terminale; *c. i.*, cellules ciliées ordinaires latérales, portant une ligne de corpuscules basaux et de puissantes touffes de cils; *cu.*, cuticule; *c. m.*, cellules à mucus; *c.*, axe conjonctif.

B. Coupe oblique, choisie à dessein, pour montrer, en les ajoutant à l'aspect fourni par la coupe *A*, deux autres aspects des membranelles; — *c. b.*, cordons basilaires formés par les corpuscules basaux; ils sont vus de face dans la partie supérieure de la figure, et vus en coupe dans la partie inférieure. Les autres lettres, comme en *A*.

Liq. de Bouin; fer, éosine, vert-lumière. × 750.

FIG. 5. — *Coupe frontale de la lame branchiale d'*Arca lactea. — *c. c. l.*,

groupe des grandes cellules ciliées latérales; *c. c. a.*, cellules ciliées du complexe apical; *i.*, les quatre individus ou organites ciliaires internes du groupe latéral; *e.*, individu ciliaire externe du même groupe; *c. c.* cellule ciliée ordinaire du même groupe, *c. c.*, cellule ciliée moyenne du complexe apical; *e. e.*, individus ciliaires externes de ce complexe; *c. m.*, cellule muqueuse; *L.*, lacune sanguine de la branchie. — Liq. de Bouin; fer, éosine, vert-lumière. × 750.

Fig. 6. — *Coupe frontale de la lamelle branchiale de* Pectunculus glycimeris. — *g. c. c.*, grandes cellules ciliées; *c. g.*, cellules glandulaires; *c. p.*, cellules pigmentaires; *c. c.*, cellules ciliées ordinaires du bord libre de la branchie. — Liq. de Bouin; fer, éosine, vert-lumière. × 750.

Fig. 7. — *Coupe transversale de la papille branchiale de* Botrylloides. — *m. b.*, membranelles, avec corpuscules basaux et racines; *n. c.*, noyaux des cellules ciliées à membranelles; *n.*, noyaux des cellules épithéliales indifférentes; *c. s.*, cellule sanguine. — Liq. de Bouin; éosine, fer, vert-lumière. × 750.

Fig. 8. — *Coupe transversale de la papille branchiale de* Cynthia. — *m. b.*, membranelles, avec corpuscules basaux et racines bifurquées; *n. c.*, noyaux des cellules ciliées à membranelles; *n. g.*, noyaux des cellules glandulaires; *n.*, noyaux des cellules indifférentes; *b.*, boulettes sidérophiles dans la zone superficielle du cytoplasme des cellules ciliées; *c. s.*, cellule sanguine. — Liq. de Bouin; éosine, fer, vert-lumière. × 750.

Planche XIV.

Fig. 9. — *Papilles branchiales de* Ciona intestinalis.

A, *A*[1]. Coupes longitudinales.

La coupe *A* abrase longitudinalement la papille; elle offre sur ses bords la section, faite suivant leur tranche, de deux membranelles *m. b.*, appartenant aux deux touffes opposées. Au-dessous de chaque membranelle la ligne noire *c. b.* est la ligne basilaire formée par les corpuscules basaux. Cette ligne est doublée profondément par une bande grise *r.*, qui est la section suivant son plan d'une lame radiculaire formée par les racines fusionnées. Le long de cette lame radiculaire, et plus profondément, les boules sidérophiles *b.* En *n. n.*, noyaux des cellules épithéliales non ciliées.

La coupe *A*[1] intéresse aussi une papille suivant sa longueur; mais elle passe tangentiellement par la région ciliée elle-même. On voit que la papille est moniliforme et que ses renflements logent chacun une rangée de 6 ou 7 noyaux *n. c.*, allongés suivant la longueur de la papille. Tout le long de la papille règnent 6 lignes basilaires continues *c. b.*, dans lesquelles on reconnaît par places les corpuscules composants. Au-dessous et le long de ces lignes les rangées de boules sidérophiles *b.* Sur les côtés, les noyaux de l'épithélium indifférent et non cilié *n.*

B, *B*[1]. Coupes transversales; — *m. b.*, *m. b.*, les deux touffes de membranelles; *n. n.*, noyau de l'épithélium non cilié; *c. p.*, cellule (?)

pigmentaire, incluse dans l'épithélium; *c. s.*, cellule sanguine, dans la lacune centrale. — En *B*, *a.*, *b.*, *c.*, trois noyaux de l'épithélium cilié, offrant avec les boules des rapports particuliers (voir le texte). En B^1 pas de noyaux et seulement des boules dans l'épithélium cilié; deux rangées de boules, superficielle et profonde b^1 et *b*.

Liq. de Bouin; éosine, fer, vert-lumière. × 750.

FIG. 10. — *Coupes de la papille branchiale de* Diplosomodes Lacazei.

A. Coupe longitudinale et tangentielle intéressant les éléments ciliés; — *n. c.*, noyaux des éléments ciliés; *b.*, boules sidérophiles; *c. b.*, lignes basilaires; *n.*, noyaux des éléments non ciliés.

B. Coupe transversale de la papille dont la moitié seule est figurée; — *m. b.*, membranelles; *c. b.*, corpuscules basaux; *r.*, racines ciliaires; *b.*, rangée de boules sidérophiles; *n. c.*, rangée des noyaux sidérophiles et homogènes des éléments ciliés; *n.*, noyau d'élément non cilié.

Liq. de Bouin; éosine, fer, vert-lumière. × 750.

FIG. 11. — *Coupes de la papille branchiale de* Fragarium elegans.

A. Coupe transversale de la papille, figurée en partie seulement; — *m. b.*, membranelles; *c. b.*, corpuscules basaux; *r.*, racines; *b.*, boules; *n. c.*, noyaux des éléments ciliés; *n.*, noyaux de l'épithélium non cilié; *c. s.*, cellule sanguine dans la lacune centrale.

B, B^1. Groupes de noyaux de deux papilles différentes, montrant la dégénérescence nucléaire aboutissant sans doute à la production des boules.

Liq. de Bouin, éosine, fer, vert-lumière. × 750.

FIG. 12. — *Coupes des tentacules* d'Alcyonidium.

A, A^1. Coupes longitudinales. La coupe *A* intéresse longitudinalement et verticalement une membranelle (la membranelle apicale *m. b. a.*, du dessin *B*); *m. b.*, cette membranelle dont les cils sont presque indépendants; *cu.*, cuticule, traversée par les cils; *c. b.*, ligne basilaire formée par la sériation des corpuscules basaux; *n. c.*, noyaux clairs des éléments ciliés; *n. n.*, noyaux noirs sidérophiles et homogènes; *n.*, noyaux des éléments non ciliés; *f. m.*, fibrilles musculaires. — La coupe A^1 passe par la membranelle *m. b. a.*, dont les cils sont soudés; elle intéresse les noyaux *n. c.*, des éléments ciliés et les noyaux noirs *n. n.*, dont on voit distinctement une rangée et indistinctement l'autre. Remarquer l'état polymorphe des noyaux *n. c.*, qui sont partagés en trois lobes plus ou moins séparés. A ces trois lobes d'un même noyau paraissent correspondre trois noyaux noirs *n. n.*

B. Coupe transversale. La section du tentacule a la forme générale d'un triangle isocèle. Au sommet du triangle, une membranelle apicale *m. b. a.*, sur les côtés deux autres membranelles *m. b.*, *m. b.* Ces membranelles ont des corpuscules basaux *c. b.*, et des racines *r.* Un noyau, *n. c.*, occupe dans le plan médian la région du sommet du tentacule; il est flanqué à droite et à gauche de deux noyaux noirs, sidérophiles et homogènes *n. n.* En *n.*, les noyaux ordinaires. Le tout est revêtu d'une cuticule *cu.* La paroi de la lacune centrale du tentacule est doublée de fibrilles musculaires *f. m.*

Liq. de Bouin; éosine, fer, vert-lumière. × 750.

Index bibliographique.

APATHY. — Studien über die Histologie der Najaden. *Biolog. Centralblatt*, Bd. VII, 1887; et *in extenso* : *Naturk. Abhandl. der Ungar. Academie*, Bd. XIV, 1885.

BEAUCHAMP (DE). — *Recherches sur les Rotifères : les formations tégumentaires de l'appareil digestif*. Thèse de doct. ès. sc., Paris, 1909 et *Arch. de zool. expér*

CALVET. — *Contribution à l'histoire naturelle des Bryozoaires ectoproctes marins*. Thèse de doct. ès. sc., Paris, Montpellier, 1900.

ENGELMANN. — Zur Anatomie und Physiologie der Flimmerzellen. *Arch. f. d. ges. Physiol.* Bd. XXIII, 1880.

FUCHS. — Ueber Beobachtungen an Sekret-und Flimmerzellen. *Anat. Hefte*, Bd. XXV, 1904.

HENRY. — *Etude histologique de la fonction sécrétoire de l'épididyme chez les Vertébrés supérieurs*. Thèse de Nancy et *Arch. d'Anat. micr.*, t. III, 1900.

IKEDA. — Ueber das Epithel im Nebenhoden des Menschen. *Anat. Anzeiger*, Bd. XXIX, 1906.

JANSSENS. — Les branchies des Acéphales. *La Cellule*, t. IX, 1893.

PECK. — Gills of Lamellibranch Mollusca. *Quart. Journ. of. micr. Sc.*, 1877.

POSNER. — Ueber den Bau der Najadenkiemen. *Arch. f. mikr. Anat.*, Bd. XI, 1875; — Histologische Studien über die Kiemen der acephalen Mollusken. *Ibid.*, Bd. XIV, 1877.

RABL (C.). — Bemerkungen über den Bau der Najadenkiemen. *Jenaische Zeitschr. f, Naturw.*, Bd. XI, 1877.

RIDEWOOD. — On the Structure of the Gills of the Lamellibranchia. *Philosoph. Transactions*, vol. CVC, 1903.

ROBERTSON AND MINCHIN. — The Division of the Collar-Cells of *Clathrina coriacea* (Montagu), etc. *Quart. Journ. of. micr. Science*, vol. LV, 1910.

SABATIER. — Anatomie de la Moule commune. *Ann. d, Sc. natur.*, 6e série, t. V, 1877.

SEELIGER (OSW.). — Tunicata (Mantelthiere). *Bronn's Klassen und Ordnungen des Thierreichs*, Bd. III, suppl., 1893.

VIGNON. — Sur l'histologie de la branchie et du tube digestif chez les Ascidies. *C. r. Acad. Sciences*, t. CXXXII, 1901.

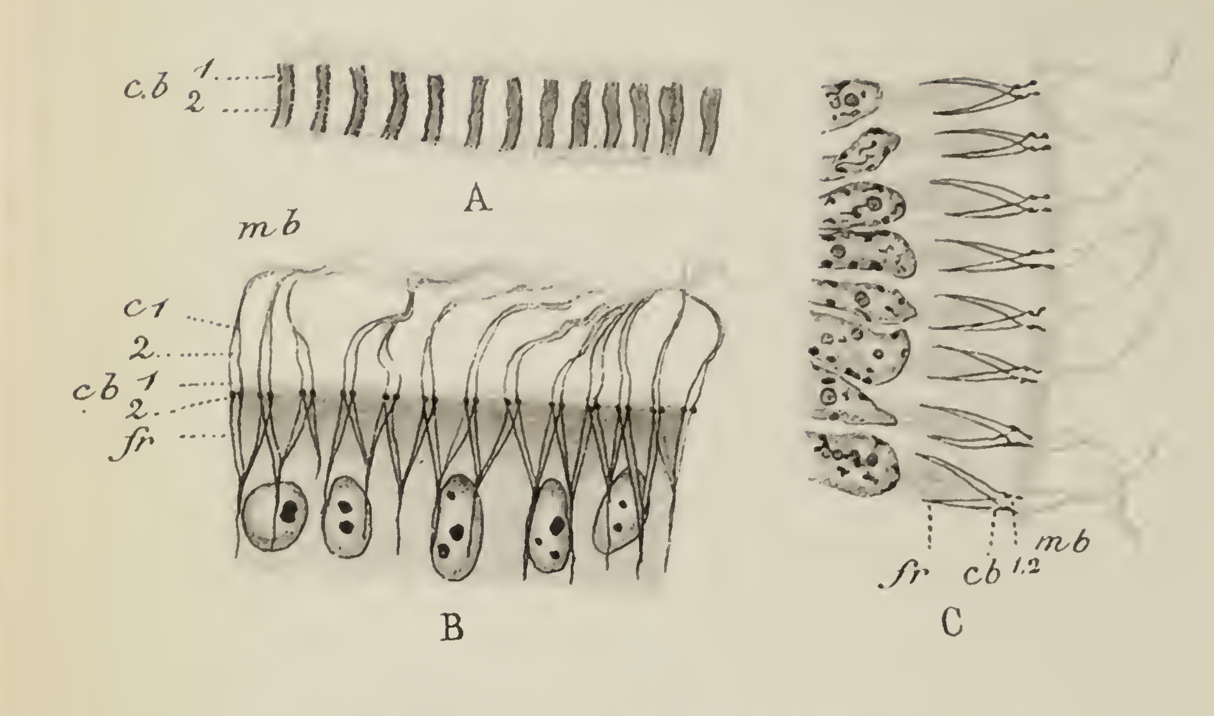


Fig. 1



Fig. 2

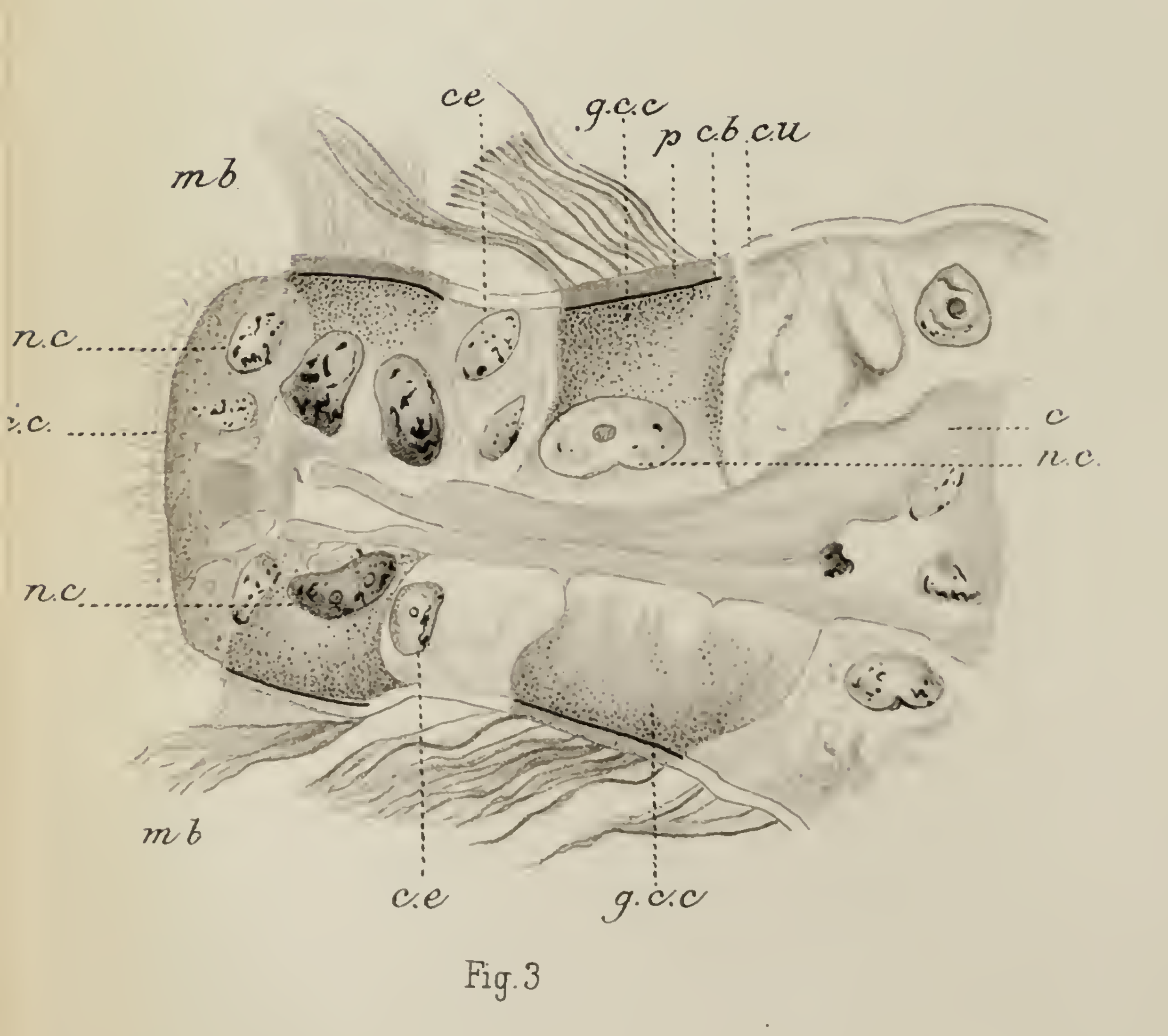


Fig. 3

c.c

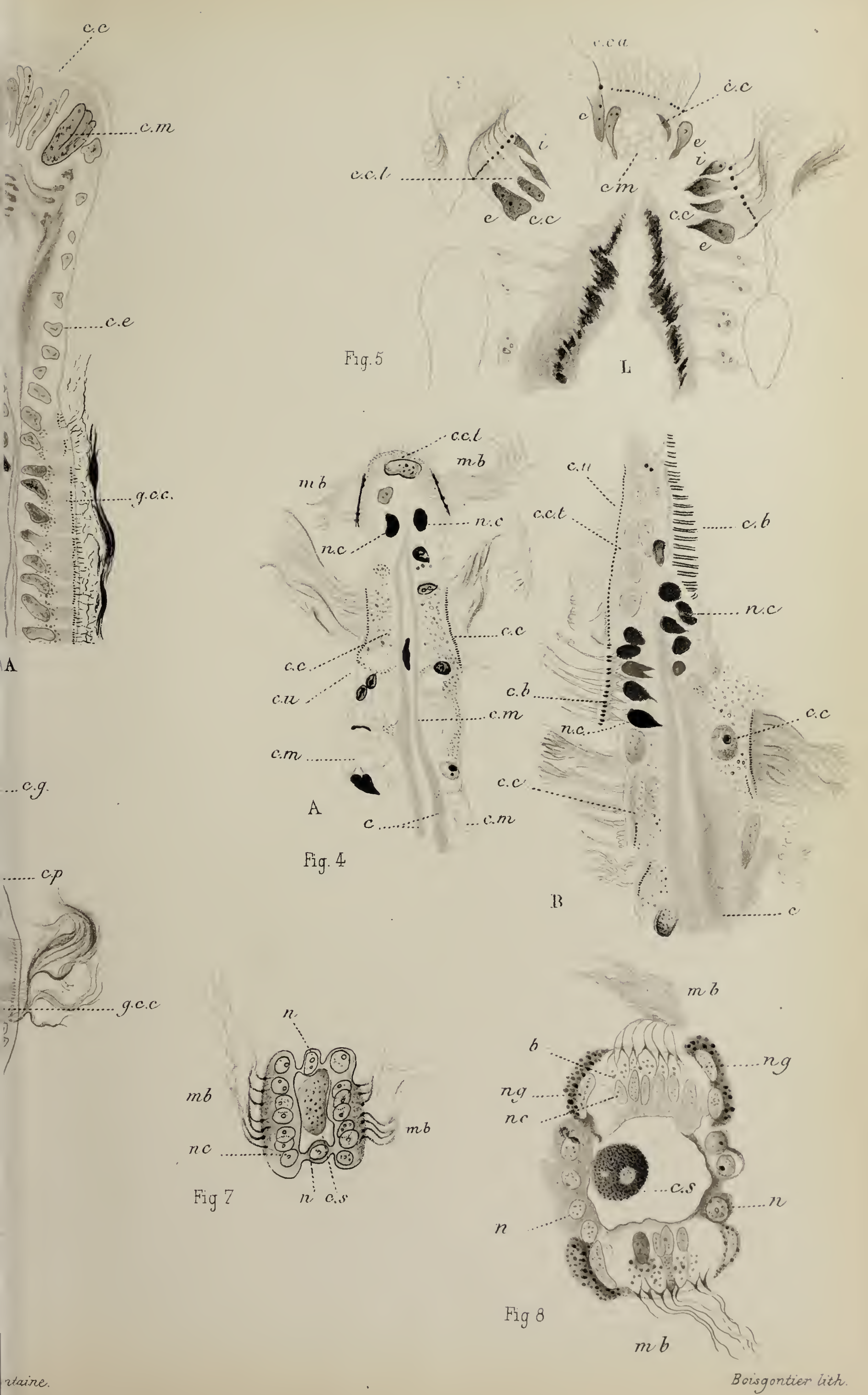
c.g

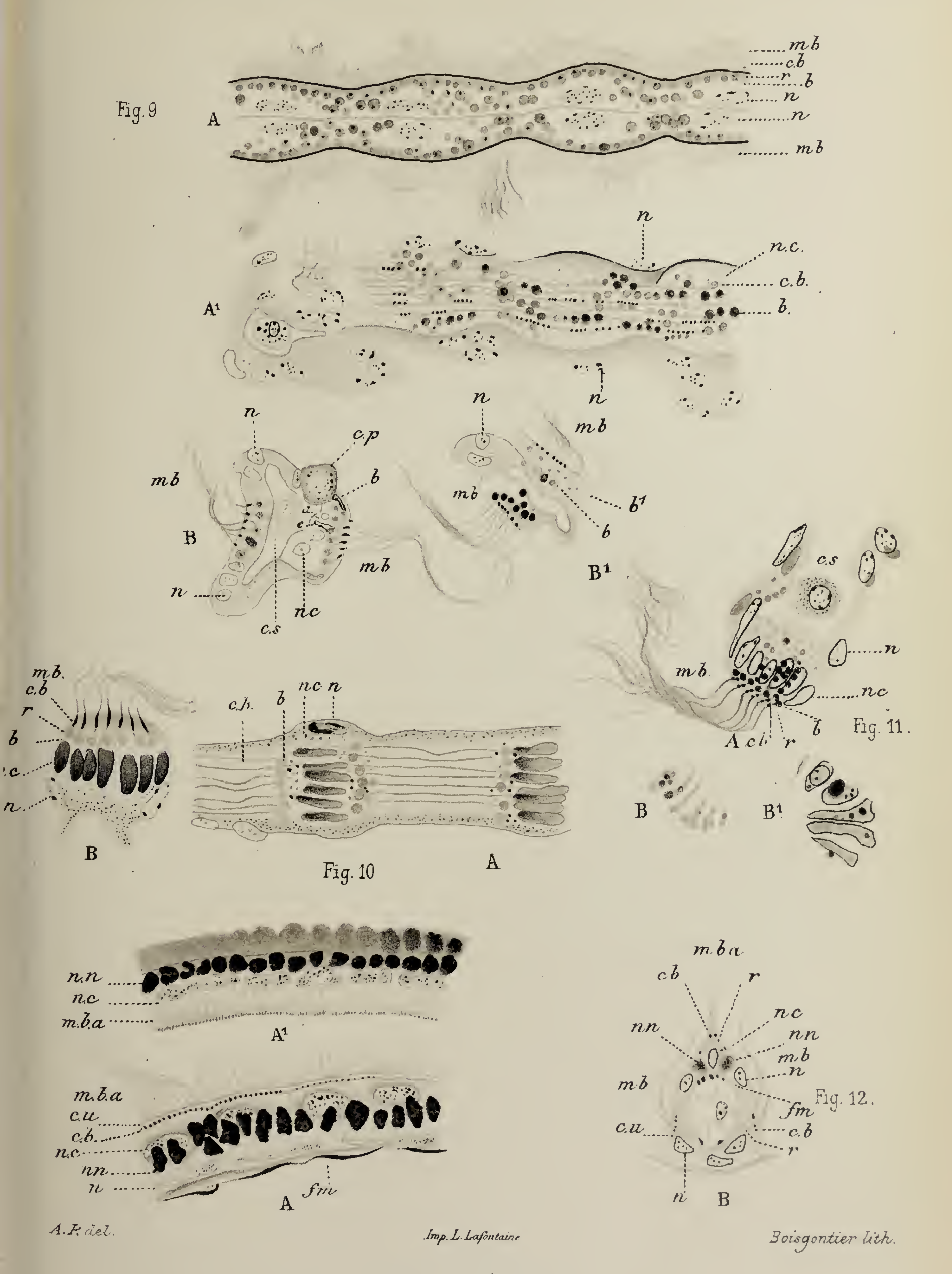
g.c.c

Fig. 6

A. P. del.

Imp. L.


c.c
c.m
c.e
g.c.c.
A
c.g.
c.p
g.c.c
c.c.a
c.c
c
e
i
c.c.l
c.m
e
c.c
i
c.c
e
Fig. 5
L
c.c.l
m.b
m.b
n.c
n.c
c.c
c.c
c.u
c.m
c.m
A
c
c.m
Fig. 4
c.u
c.c.t
c.b
n.c
c.b
n.c
c.c
c.c
B
c
m.b
b
n.g
n.g
n.c
n
c.s
n
n
mb
nc
mb
Fig 7
n
c.s
Fig 8
m.b



A. P. del. Imp. L. Lafontaine Boisgontier lith.

Masson et Cie éditeurs.

LA STRUCTURE DES MUSCLES STRIÉS DES INSECTES

ET LEURS RAPPORTS AVEC LES TRACHÉES AÉRIENNES

Par J. ATHANASIU et J DRAGOIU

Historique. — Les connaissances que nous possédons sur la constitution histologique des muscles des Insectes ont été obtenues par deux ordres de méthodes à savoir : 1° par la coloration; 2° par l'imprégnation au moyen du nitrate d'argent ou du chlorure d'or.

Par la coloration on a pu étudier la stucture de la substance contractile et on a trouvé, à cet égard, des différences entre les muscles des ailes et ceux des pattes. — Ainsi dans la fibre musculaire des ailes, cette substance peut être décomposée dans un certain nombre de cylindres primitifs (**Leydig**, 1851 [1]) ou colonnettes musculaires (**Kölliker**, 1859 [2]). — Chaque colonnette est formée de plusieurs fibrilles et chaque fibrille de disques sombres, ayant de l'affinité pour les matières colorantes et de disques clairs, se colorant très difficilement. Ces deux sortes de disques alternent très régulièrement. Les disques sombres sont divisés à leur tour en deux par une strie mince et claire, la strie de Hensen, dans laquelle se trouve la membrane M de Heidenhain. Ces disques sont formés de bâtonnets (**Van Gehuchten**, 1886) dont la direction est parallèle à celle de la fibre.

Les disques clairs sont divisés par une strie sombre, la strie d'Amici dans laquelle il y a la membrane Z de Heidenhain.

1. Leydig, Ueber Tastkörperchen und Muskelstruktur. *Müller's Archiv*, 1851, p. 150-159.
2. Kölliker, *Handbuch der Gewebelehre des Menschen*, 1851, 3ᵉ Auflage.
3. Van Gehuchten, Etude sur la structure intime de la cellule musculaire striée. *La Cellule* 1886, t. II, p. 293.

Les espaces entre les colonnettes contractiles des fibres musculaires des ailes seraient occupés par un protoplasma achromatique, grenu et finement réticulé nommé *substance intermédiaire* par **Kölliker** (1859), *sarcoplasma* par **Rollett** (1885)[1] et *myosine interfibrillaire* par **Cajal** (1888)[2]. — Vu la grandeur des espaces qui séparent les colonnettes entre elles, on a déduit que les fibres musculaires des ailes seraient très riches en sarcoplasma alors que celles des muscles des pattes seraient au contraire pauvres. C'est aussi à l'abondance de ce sarcoplasma que serait due la facilité avec laquelle les fibres musculaires des ailes se laissent dissocier en colonnettes et en fibrilles. — Dans ce sarcoplasma, on a décrit quelque ramifications trachéennes (**Lymbeck**, 1885[3]) un réseau fibrillaire (**Retzius**, 1890[4]) des grains interstitiels (**Henle**, 1841[5], **Kölliker**, 1859[6] et **Rollett**, 1885[7]) ou sarcosomes (**Retzius**, 1890[8]) et un réseau transversal (**Cajal**, 1888[9]).

Par l'imprégnation au moyen du chromate d'argent (méthode de **Golgi**), **Cajal** (1890)[10] a démontré ce que **Lymbeck** avait seulement entrevu à savoir que les trachées donnent des capillaires qui pénètrent dans les fibres musculaires et forment un plexus dans la substance granuleuse. Après un certain trajet la lumière de ces capillaires ne peut plus être vue, ce qui a déterminé **Cajal** à les considérer comme des fibres pleines, ayant 0 μ 2 de diamètre. Les unes de ces fibrilles sont longitudinales et placées entre les colonnettes contractiles, d'autres sont transversales et se trouvent au niveau de la strie de Hensen. Elles se relient à

1. Rollett, Untersuchungen über den Bau der quergestreiften Muskelfasern. 1 Theil. *Denkschr. d. Kais. Akad. d. Wiss. Mathem. Naturwiss. Classe Wien.*, 1885. Bd. XLIX, p. 81-133.

2. R. Cajal, Observations sur la texture des fibres musculaires des pattes et des Insectes. *Intern. Monatsch. f. Anat.*, 1888. Bd. V. p. 205-233 et 253-277.

3. V. Lymbeck, Zur Kenntniss des Baues der Insektenmuskeln. *Sitz. d. Kais. Akad. d. Wiss. Wien.*, 1885. Bd. XCI.

4. G. Retzius, Muskelfibrille u. Sarcoplasma. *Biol. Unters.*, 1890. n° I, 51.

5. Henle, *Allgemeine Anat.*, 1841.

6. Kölliker, *Loc. cit.*

7. Rollet, *Loc. cit.*

8. Retzius, *Loc. cit.*

9. R. Cajal, *Loc. cit.*

10. R. Cajal, Coloration par la méthode de Golgi des terminaisons des trachées et des nerfs dans les muscles des ailes des Insectes. *Zeitsch. f. wissensch. Mikrsok. u. f. mikrosk. Technik*, 1890, Bd. VII, p. 332-342.

angle droit avec les premières pour former un réseau. Ce réseau a été vu aussi plus tard par **Fusari** (1894)[1].

Veratti (1902)[2] s'est servi de la même méthode et a décrit son appareil réticulaire, dans le sarcoplasma des muscles striés de divers animaux, formé de filaments, les uns longitudinaux, parallèles aux colonnettes musculaires et d'autres transversaux. Ces derniers sont situés quelquefois au niveau de la strie d'Amici. d'autres fois à la limite de séparation entre les disques monoréfringents et les disques biréfringents. Il y aurait enfin des fibres musculaires ayant les deux sortes de filaments transversaux.

Veratti s'élève contre l'opinion de **Cajal**. suivant laquelle ces filaments seraient les terminaisons intra-cellulaires de trachées, puisqu'il trouve de pareils filaments chez les animaux sans trachées, comme les Crustacés.

Sanchez (1907)[3] croit que les trachées, après avoir traversé le sarcolemme, pénètrent dans le sarcoplasma de la fibre musculaire. Elles s'ouvrent en éventail, se dirigent les unes en haut et les autres en bas, et, après s'être divisées à plusieurs reprises, elles finissent dans le réticulum terminal. Il appuie ainsi l'opinion de **Cajal** sur l'origine du réseau de la fibre musculaire striée. Ce réseau serait, d'après **Sanchez**, un organe tubulaire, homologue de l'appareil décrit par **Golgi** et par **Holmgren** dans le protoplasma des cellules épithéliales et nerveuses. Ces tubes (filaments) seraient remplis d'un plasma nutritif avec de l'oxygène en dissolution.

Holmgren (1907)[4] a voulu étendre aux fibres musculaires sa théorie des « trophosponges » qu'il a cru pouvoir appliquer aux cellules nerveuses et glandulaires. On sait que d'après cet auteur il s'établirait une symbiose entre ces éléments et les cel-

1. Fusari, Sulla impregnazione cromoargentica della fibra muscolare striata nei Mammiferi. *Not. prev. Accad. Sc. med. e. nat. Ferrara*, 1893.

2. Veratti, Sur la fine structure des fibres musculaires striées. *Arch. ital. de Biol.*, 1902, vol XXXVII.

3. D. Sanchez, L'appareil réticulaire de Cajal-Fusari des muscles striés. *Trav. d. Labor. d. recherch. biol. de l'Universit. Madrid.*, 1907, t. V, p. 155.

4. Holmgren, Ueber die Trophospongien der quergestreiften Muskel nebst Bemerkungen über den allgemeine Bau dieser Fasern. *Arch. f. mikr. Anat.*, 1907, Bd. LXXI, S. 165.

lules conjonctives environnantes. Celles-ci enverraient leurs prolongements dans le protoplasma des cellules nerveuses et glandulaires afin de leur porter les matériaux nutritifs d'où le nom de « trophosponges » qui leur a été donné. — Mais les documents apportés à l'appui de cette théorie ne sont pas suffisamment édifiants.

Dans ses recherches sur les muscles striés de différents animaux (Insectes, Crustacés, Poissons, Amphibiens, Reptiles, Oiseaux et Mammifères). **Holmgren** s'est servi de la méthode d'imprégnation par le chromate d'argent (méthode de **Golgi**) et de la coloration par l'hématoxyline ferrique de **Heidenhain** et par la fuchsine acide.

Dans les muscles des ailes des Hyménoptères, des Diptères et des Lépidoptères, la couche protoplasmique des trachées pénètre dans les fibres musculaires et forme un réseau fibrillaire, compact et continu, entourant les colonnettes contractiles au niveau de la strie de Hensen. Ces fibres ne sont, généralement, pas canalisées. Le sarcolemme serait étroitement lié à ce système trachéal intra-cellulaire des fibres musculaires. On voit cependant, sur toutes les figures données par **Holmgren**, que les ramifications des trachées dans les fibres musculaires ne sont pas pleines, au moins au niveau de leur point de pénétration.

Dans les muscles des Orthoptères et des Coléoptères les trachées se termineraient, d'après **Holmgren**, dans les cellules conjonctives, qui se trouvent à la surface de la fibre musculaire (*trachealen Endzellen*). De ces cellules partiraient ensuite des ramifications protoplasmiques, très nombreuses et très fines qui pénétreraient à travers le sarcolemme dans la substance contractile en se plaçant entre les colonnettes et donnant des fibrilles transversales. Les colonnettes contractiles des fibres musculaires seraient donc comprises dans un réseau protoplasmique (trophosponges). **Holmgren** croit que la présence de ces cellules trachéales terminales (*trachealen Endzellen*) est générale et qu'elles doivent exister même chez les Hyménoptères, les Diptères et les Lépidoptères. Ces détails se voyaient plus difficilement sur les muscles de Coléoptères en hibernation, quand les trachées se colorent en noir très intense par l'acide osmique.

Ce fait a suggéré à **Holmgren** l'idée que, pendant l'hiver, les trachées de ces Insectes seraient remplies avec une sérosité graisseuse.

Prenant (1911)[1] conclut, de ses recherches sur les cellules musculaires de l'Œstre, que les trachées tubuleuses ne dépassent guère le sarcolemme.

Technique. — Nos recherches ont été faites sur les muscles de l'Hydrophile (*Hydrophilus piceus*) et du Cerf-volant (*Lucanus cervus*). Nous avons employé la méthode d'imprégnation par le nitrate d'argent réduit (méthode de **Cajal**) et l'imprégnation par le chromate d'argent (méthode de **Golgi**).

L'imprégnation par le nitrate d'argent réduit. — *a*) Les pièces, muscles des ailes et des pattes, sont fixées partie dans l'alcool à 96° + ammoniaque (1 p. 100), partie dans du formol en solution aqueuse (10 p. 100).

b) Après 24-48 heures, elles sont lavées pendant 2-3 heures dans de l'eau distillée que l'on renouvelle plusieurs fois et placées ensuite dans une solution de nitrate d'argent à 1,5 p. 100-3 p. 100. Les flacons sont gardés dans le thermostat à 39°-40° pendant 7-12 jours.

c) A leur sortie du nitrate d'argent, les pièces sont lavées rapidement à l'eau distillée, égouttées sur du papier buvard et placées dans la solution réductrice de **Cajal** (hydroquinone, 2 grammes; sulfite acide de soude, 0 gr. 5; eau distillée 100 cm^3) à laquelle nous ajoutons 5 cm^3 H^2O^2. Les flacons sont gardés à la lumière pendant 24-48 heures.

d) Après la réduction nous pratiquons des coupes au moyen du microtome à congélation. Celles-ci sont ensuite déshydratées rapidement afin d'éviter l'action prolongée de l'alcool et sont montées ensuite dans du baume de Canada.

e) Une partie de ces coupes a été soumise au virage par le chlorure d'or, d'après le procédé de **Cajal**, en employant la solution suivante : hyposulfite de soude, 3 grammes; sulfocyanure d'ammoniaque, 3 grammes; chlorure d'or (sol. 1 p. 100), 2-3 gouttes; eau distillée, 100 cm^3). Les pièces sont ensuite lavées

1. A. Prenant, Problèmes cytologiques généraux soulevés par l'étude des cellules musculaires. *Journal de l'Anat. et de la Physiol.*, 1911, t. XLVII, p. 601.

à l'eau distillée, déshydratées rapidement, et montées dans du baume de Canada.

Imprégnation par le chromate d'argent. — *a*) Les pièces sont placées dans la solution suivante : bichromate de potasse à 3 p. 100, 40 cm³; acide osmique à 1 p. 100, 10 cm³. Les flacons sont gardés à l'obscurité pendant 2-3 jours.

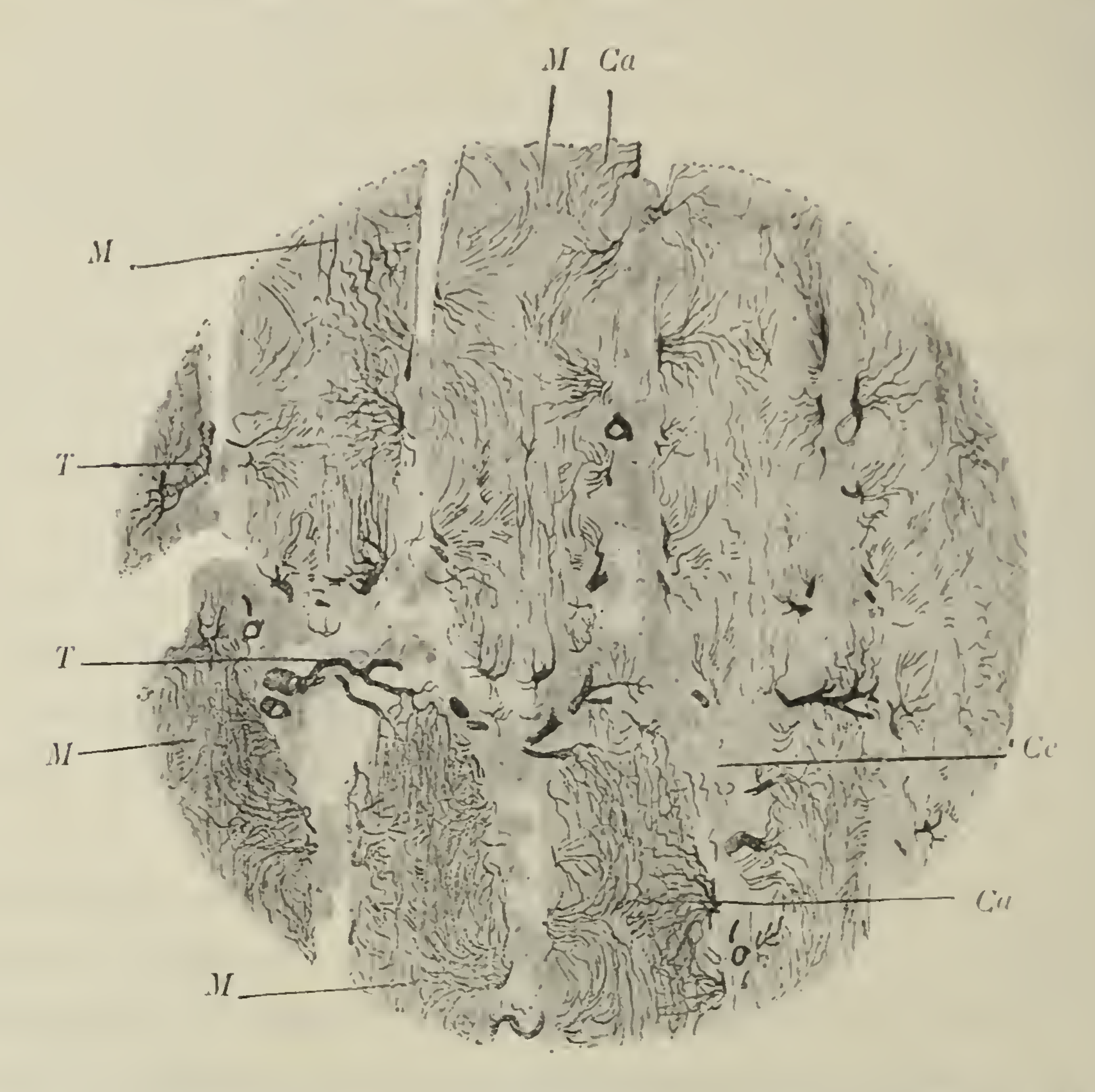


Fig. I. — Section longitudinale des fibres musculaires striées (Grossissement : 400 diam.). — *M*, fibres musculaires striées; *T*, trachéoles entre les fibres musculaires; *Ca*, capillaires trachéens dans la fibre musculaire; *Ce*, cellules conjonctives entre les fibres musculaires.

b) Elles sont lavées ensuite avec une solution de nitrate d'argent à 0,5 p. 100, jusqu'à ce qu'il ne se forme plus de précipité de chromate d'argent. Le précipité déposé à la surface des pièces est enlevé au moyen du papier buvard.

c) Les pièces sont placées dans la solution de nitrate d'argent de 0,75 à 1 p. 100 et gardées dans le thermostat pendant 24-48 heures.

d) Après leur enrobage dans la paraffine, elles sont coupées et les coupes montées dans du baume de Canada.

A) *Muscles des ailes.*

1) *Ramifications trachéennes.* — Les trachées donnent dans ces muscles une arborisation extrêmement abondante. — Chaque tronc trachéen se résout dans un grand nombre de branches de plus en plus minces, qui abordent les fibres musculaires en de nombreux points, comme on peut voir sur la figure I.

Nous appelons *trachéoles* les branches trachéennes qui pénè-

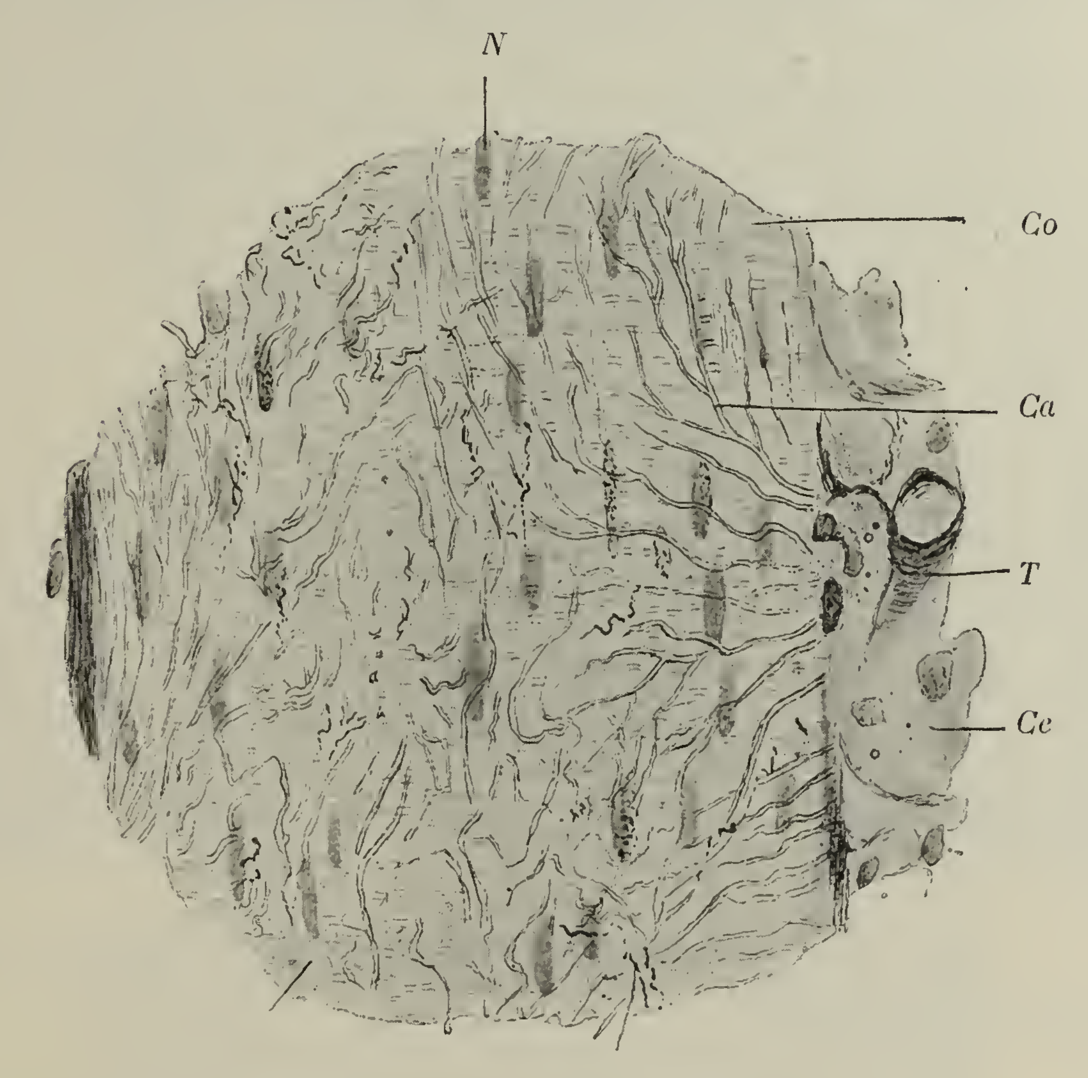


Fig. II. — Section longitudinale de la fibre musculaire striée (Grossissement : 1000 diam.); — *T*, trachéole; *Ca*, capillaires trachéens; *Co*, colonnette contractile; *Dc*, disque clair. *Ce*, cellules conjonctives; *N*, noyaux de la fibre musculaire.

trent dans la substance contractile des fibres musculaires. Arrivées dans cette substance les trachéoles se ramifient abondamment en un grand nombre de branches très fines, ayant toutes presque le même diamètre, et dans toute leur longueur. Ces ramifications se disposent en éventail à partir de leur point d'émergence de la trachéole, ce que Sanchet a vu aussi, et s'anastomosent avec celles données par les trachéoles voisines.

Observées avec un faible grossissement, ces branches provenant des trachéoles ont l'aspect de fibres pleines, qui pénètrent parmi les colonnettes contractiles, les unes parallèlement à leur direction, les autres transversalement.

L'examen de la préparation avec un grossissement plus fort montre que ces fibres sont creuses dans toute leur longueur. Ce

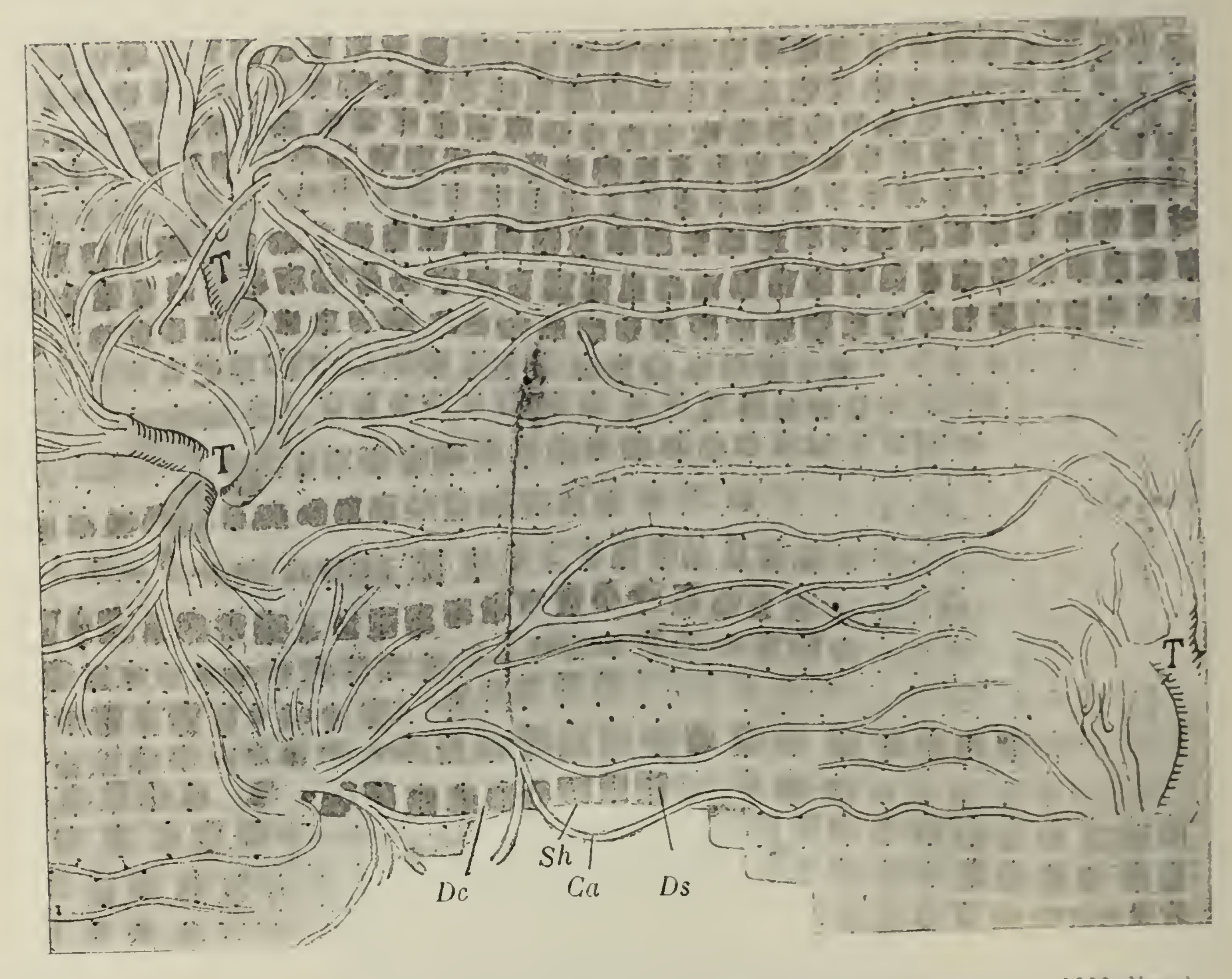


Fig. III. — Section longitudinale de la fibre musculaire striée (Grossissement : 1000 diam). — *T*, trachéole ; *Ca*, capillaire trachéen ; *Ds*, disque sombre ; *Dc*, disque clair ; *Sh*, strie de Hensen ou membrane M.

sont des capillaires trachéens ou aériens, placés entre les colonnettes de la substance contractile (Fig. II).

Le diamètre de ces capillaires varie entre 0 μ 7 et 1 μ.

Les uns sont parallèles aux colonnettes contractiles (Fig. III);

D'autres sont perpendiculaires à ces colonnettes (Fig. IV).

Tous ces capillaires s'anastomosent entre eux et forment un vaste réseau dans les mailles duquel se trouvent les colonnettes contractiles avec lesquelles ils contractent des rapports assez étroits. Nous voyons en effet sur la figure III leurs grains noirs, un de chaque côté du disque sombre et vers son milieu. De

pareils grains se trouvent aussi sur les parois des capillaires

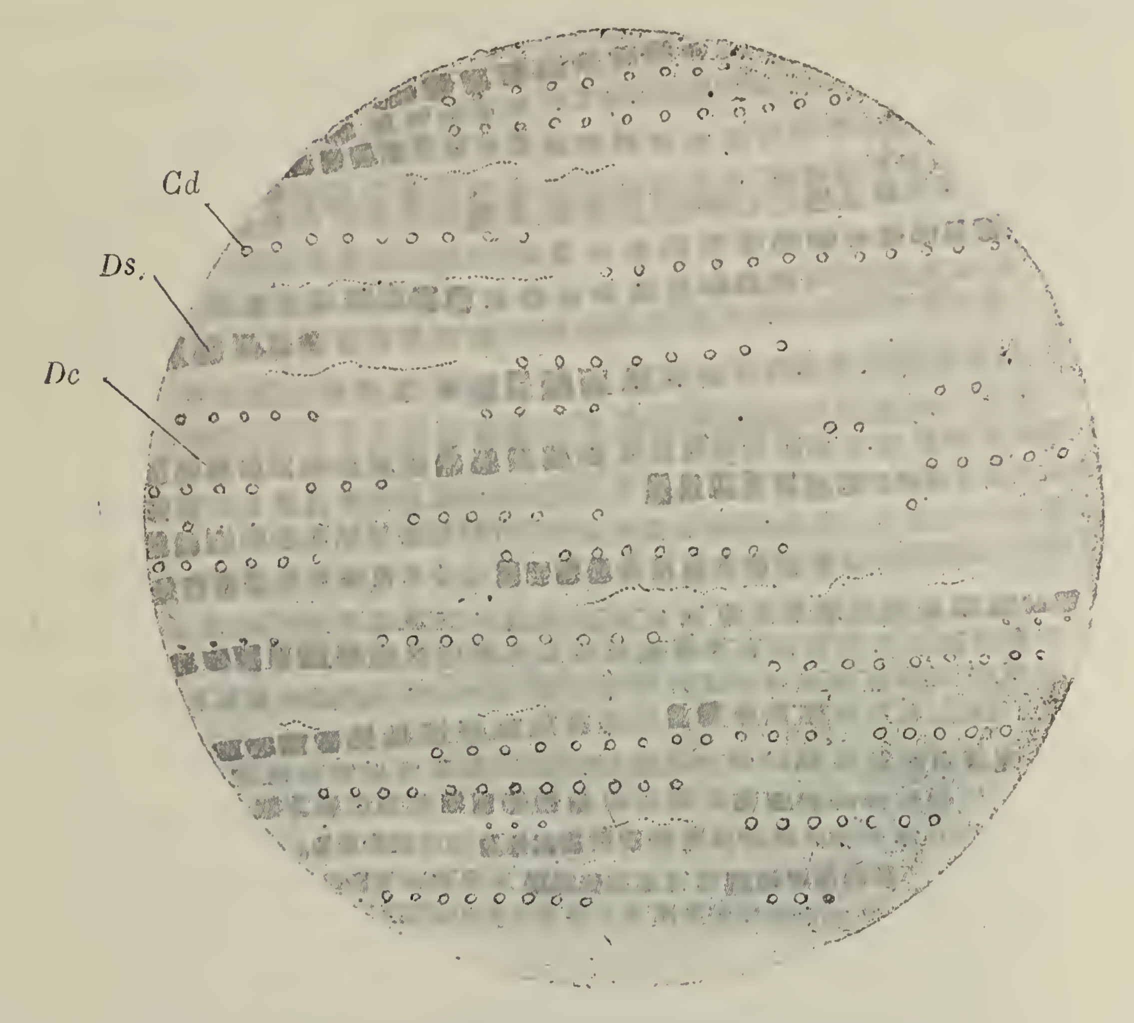


Fig. IV. — Section longitudinale de la fibre musculaire striée (Grossissement : 1000 diam.). — *Ca*, capillaire trachéen *Ds*, disque sombre; *Dc*, disque clair.



Fig. V. — Section longitudinale de la fibre musculaire striée (Grossissement : 1000 diam.). — *Co*, colonette contractile; *H*, la strie de Hensen (membrane M); *Ca*, capillaire trachéen.

et ils sont reliés, par un mince filament, à ceux des disques

sombres. De plus, on voit, sur cette même préparation, que ce filament traverse le disque sombre et répond à la strie de Hensen ou membrane M de Heidenhain. Elle est plus distincte dans les imprégnations par le chromate d'argent d'après la méthode de **Golgi** (Fig. V) ainsi que cela a été vu par **Cajal** et par **Verrati**.

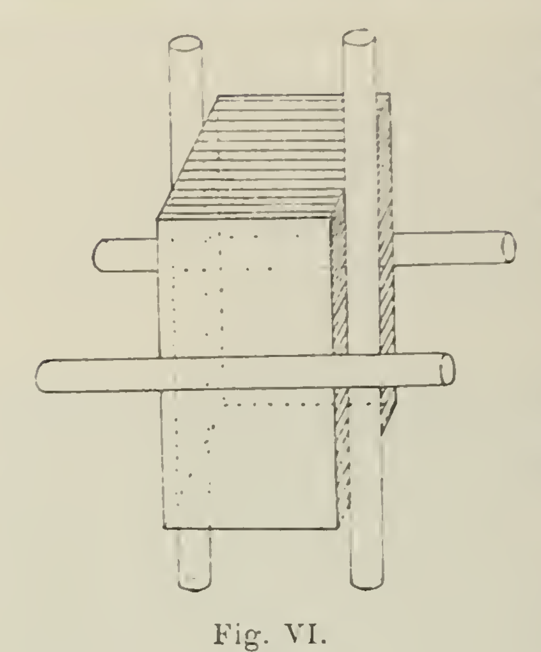


Fig. VI.

Les capillaires dont la direction est perpendiculaire aux colonnettes contractiles (Fig. IV) se trouvent généralement au niveau de la strie de Hensen (membrane M) du disque sombre. Ce disque est donc en rapport, sur chacune de ses quatre faces latérales, avec

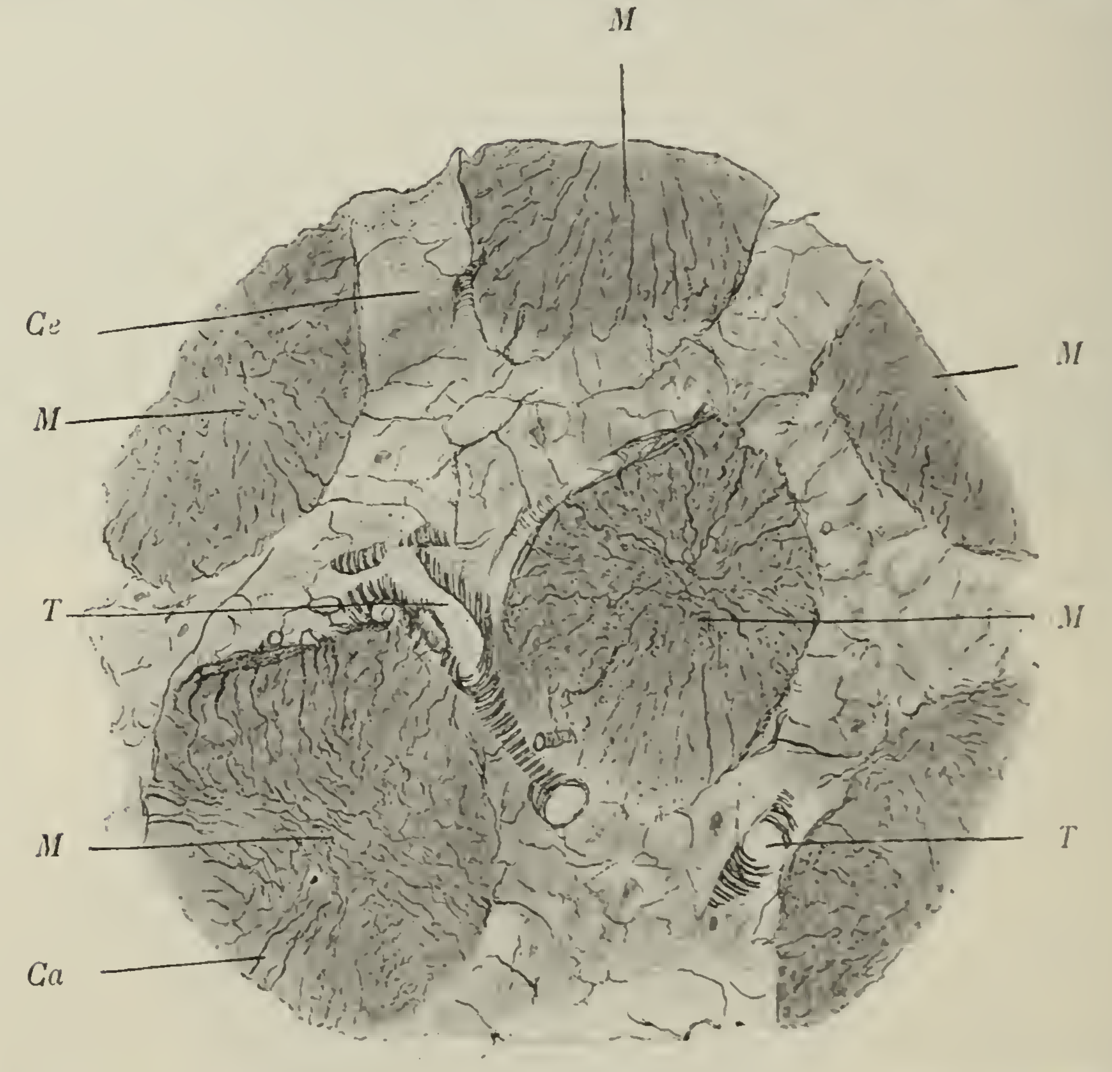


Fig. VII. — Section transversale d'un faisceau de fibres musculaires striées (Grossissement : 400 diam.). — *M*, fibre musculaire striée ; *T*, trachéoles interfibrillaires ; *Ca*, capillaires trachéens radiés de la fibre musculaire ; *Ce*, cellules mésenchymateuses entourant les fibres musculaires.

un capillaire trachéen. Le schéma suivant (Fig. VI) est destiné à montrer cette disposition.

L'importance de cette disposition est très grande au point de vue de l'échange entre l'air de ces capillaires et le disque sombre. Celui-ci étant l'élément actif de la colonnette contractile et la puissance développée par ces colonnettes dans les muscles des ailes étant très grande, pendant le vol, il s'ensuit que les échanges respiratoires des disques sombres doivent être très intenses. Comme, d'autre part, ces échanges sont fonc-

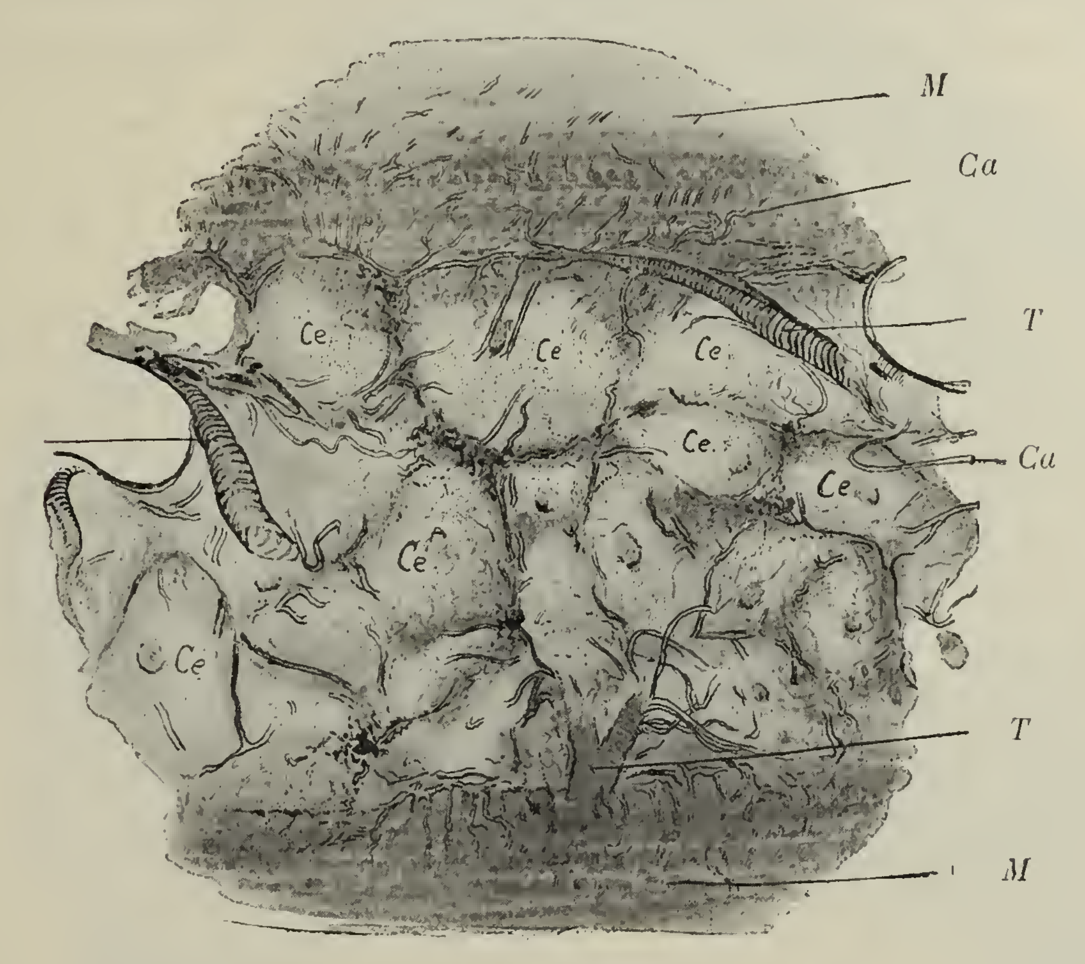


Fig. VIII. — Section longitudinale dans un faisceau musculaire des ailes (Grossissement : 1000 diam.). — *M*, fibres musculaires striées ; *T*, trachéoles ; *Ca*, capillaires trachéens ; *Ce*, cellules mésenchymateuses.

tion de surface, nous comprenons le voisinage de quatre capillaires trachéens pour chaque disque sombre.

Les fibres musculaires des ailes des Insectes n'ont pas un sarcolemme proprement dit. Chaque fibre est entourée d'une masse de cellules mésenchymateuses qui forment une véritable enveloppe. Cette disposition se voit mieux sur la section transversale des muscles des ailes (Fig. VII).

Les trachéoles (*T*) sont comprises dans cette masse cellulaire ; elles donnent des ramifications aux fibres musculaires (*M*) qui ont l'aspect radié sur la section transversale. Mais ces trachéoles donnent en même temps des ramifications capillaires aux cellules mésenchymateuses, ainsi que cela se voit sur la

figure VIII. Elles sont moins abondantes que dans les fibres musculaires.

Les ramifications trachéennes ont à remplir aussi un rôle mécanique en reliant entre elles les cellules mésenchymateuses, et en maintenant cette masse cellulaire en rapport avec les

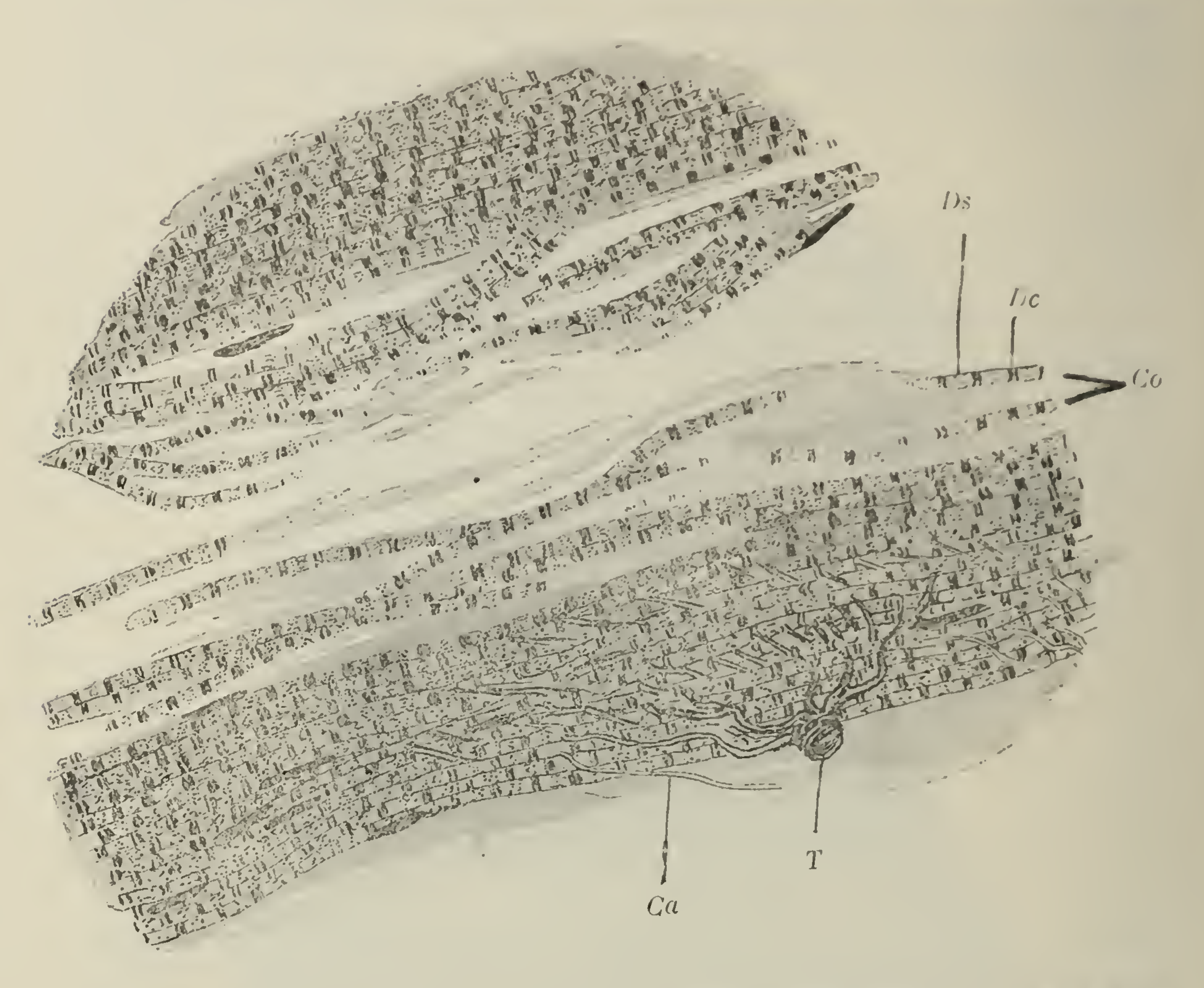


Fig. IX. — Section longitudinale d'une fibre musculaire striée des muscles des ailes (Grossissement : 1000 diam.). — *Co*, colonnettes contractiles dissociées; *Dc*, disques clairs: D*s*, disques sombres; *T*, trachéole; *Ca*, capillaire trachéen.

fibres musculaires. Ces cellules doivent prendre une part active dans les échanges nutritifs de la fibre musculaire des ailes, en préparant leur matériel assimilable et en les débarrassant de leurs produits de déchet. Elles ne sont pas des stations terminales des trachéoles (trachealen Endzellen) ainsi que **Holmgren** l'avait admis.

2) *La substance contractile.* — L'imprégnation par le nitrate d'argent réduit nous a montré que le disque clair présente la même affinité pour ce sel que les capillaires trachéens. Quelquefois les deux demi-disques clairs sont faiblement imprégnés

et ils se présentent alors comme deux stries minces, séparées l'une de l'autre par un large espace (Fig. II). D'autres fois, l'imprégnation étant plus intense les deux demi-disques sont d'un noir mat, et l'espace qui les sépare (la strie d'Amici ou membrane Z de Heidenhain) est très réduite (Fig. IX).

Nous croyons pouvoir appliquer aux disques clairs de ces muscles l'interprétation que nous avons donnée pour ceux des muscles des Mammifères, à savoir que ces disques sont de nature

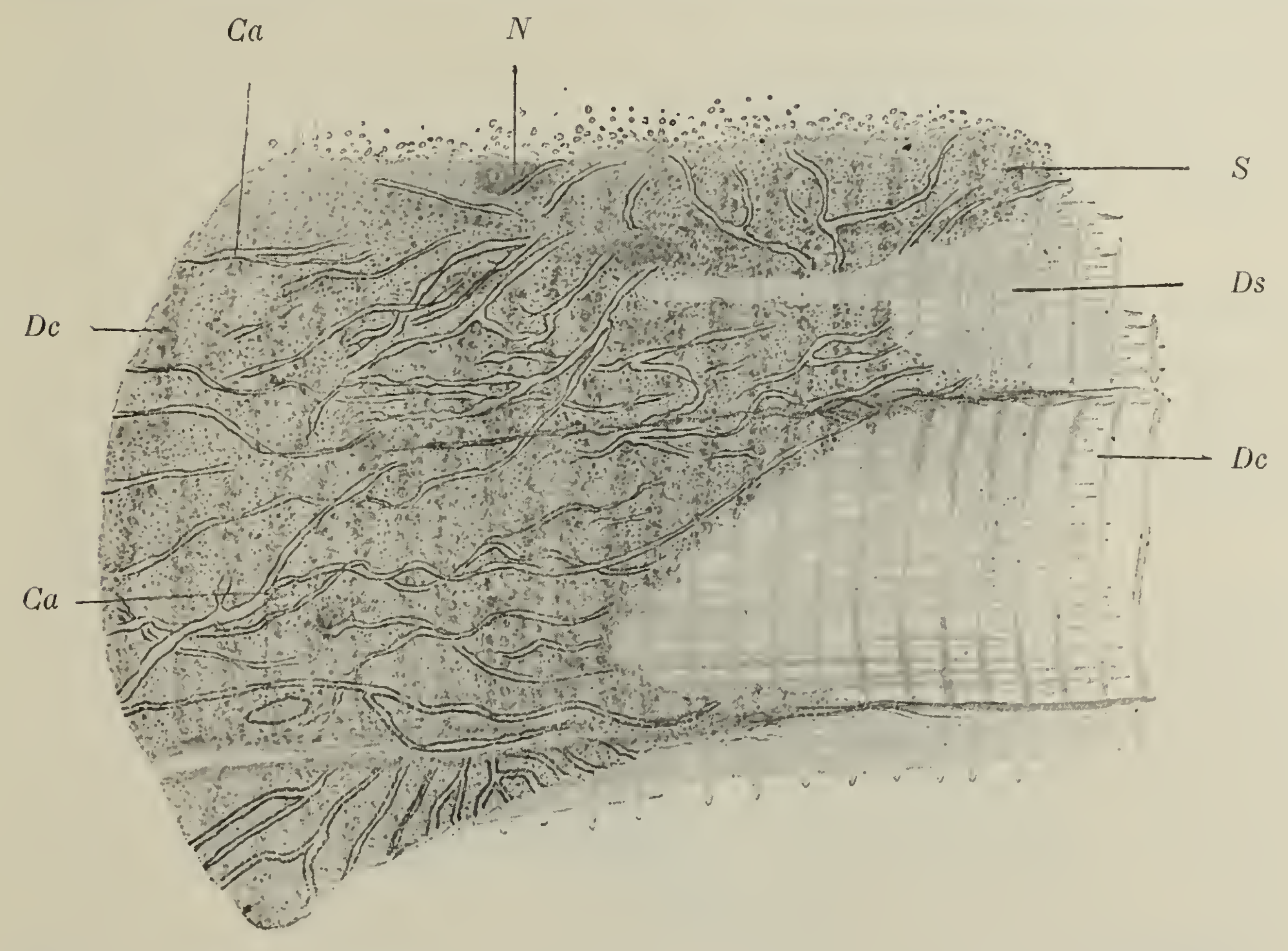


Fig. X. — Section longitudinale dans les fibres musculaires des pattes (Grossissement : 1000 diam.). — S, sarcolemme ; *Ds*, disque sombre ; *Dc*, disque clair ; *N*, noyaux des cellules conjonctives du sarcolemme ; *Ca*, capillaires aériens (trachéens).

élastique et constituent les ressorts antagonistes des disques sombres, les seuls éléments actifs de la colonnette contractile.

La fibre musculaire des muscles des ailes chez les Insectes a donc subi un double remaniement : *a*) par les éléments de nature conjonctive, qui sont les disques clairs ; *b*) par les capillaires trachéens qui sont attachés aux colonnettes contractiles par la strie de Hensen (membrane M). Celle-ci doit avoir la même constitution que les capillaires trachéens vu son affinité pour le nitrate d'argent réduit.

B) *Muscles de pattes.*

Ces muscles ont leurs fibres enveloppées d'une membrane assez forte, ayant de l'affinité pour le nitrate d'argent réduit et qui doit être par conséquent de nature conjonctive comme les trachées. Elle est formée, en effet, par les cellules conjonctives interstitielles qui sont moins nombreuses dans les muscles des pattes que dans ceux des ailes, et dont le protoplasma s'étale à

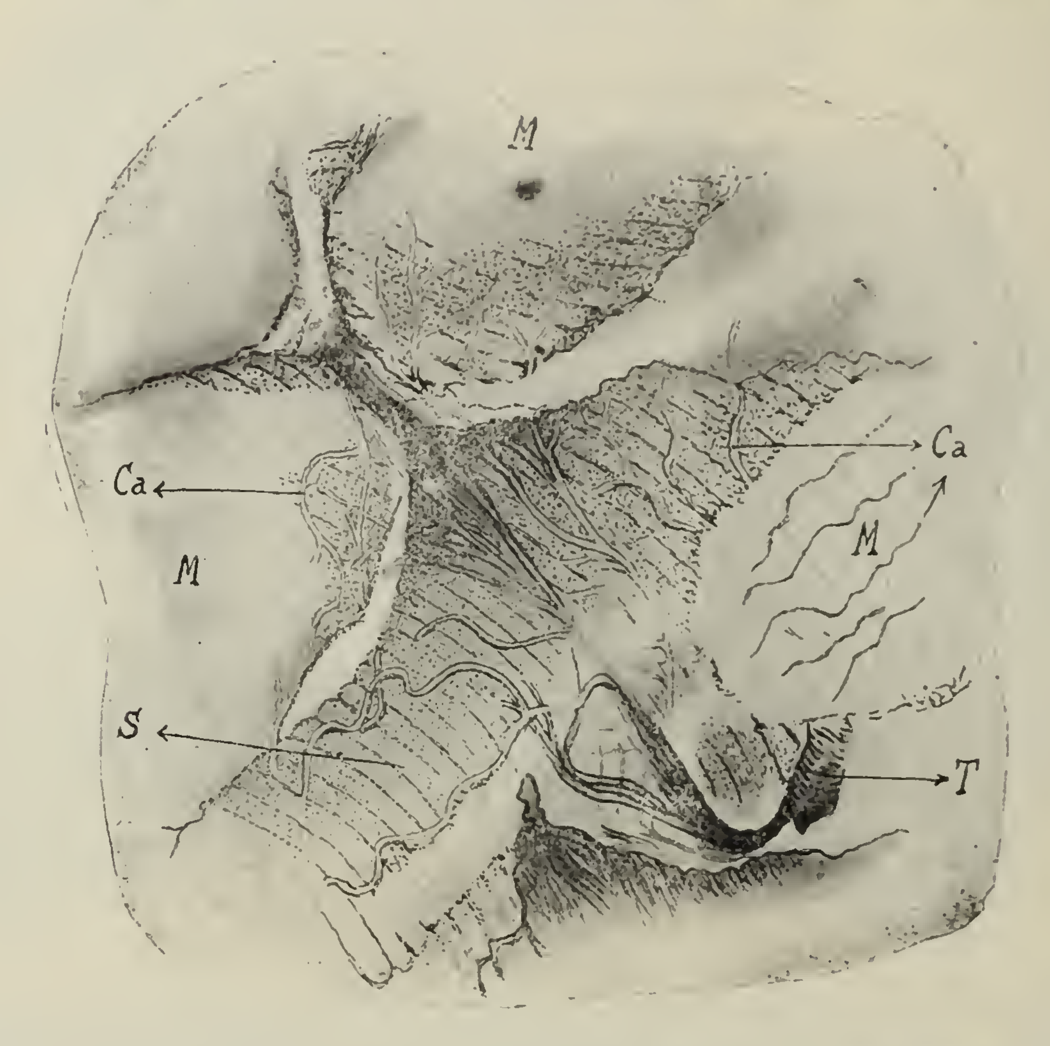


Fig. XI. — Section oblique d'un faisceau musculaire des pattes (Grossissement : 1000 diam.). — *S*, sarcolemme; *M*, substance contractile des fibres musculaires; *Ca*, capillaires trachéens; *T*, trachéole.

la surface de la fibre musculaire. Il s'unit avec celui des cellules voisines pour former un syncytium protoplasmique dans l'épaisseur duquel se trouvent les noyaux et les capillaires trachéens (Fig. X).

Ces capillaires ne pénètrent généralement pas dans la substance contractile, comme dans les fibres musculaires des ailes ; ils forment au contraire un réseau à la surface des fibres, dans leur sarcolemme. Si cette pénétration a lieu (Fig. XI), comme cela peut se voir sur quelques-unes des fibres musculaires des

pattes, ils restent dans les couches superficielles de la substance contractile et n'offrent pas la régularité que nous avons vue dans les fibres musculaires des ailes.

Cette différence entre les muscles des ailes et ceux des pattes, quant à leur richesse en capillaires trachéens, trouve son explication dans le fonctionnement de ces deux sortes de fibres.

Les muscles des ailes sont appelés à développer une puissance considérable pendant le vol, si l'on juge d'après la fréquence des mouvements de ces organes dans l'unité du temps. Pour produire l'énergie nécessaire à ce travail, les muscles ont besoin, comme les machines à vapeur ou à explosion, de beaucoup de combustible et de beaucoup d'oxygène.

Le premier peut s'emmagasiner dans la fibre musculaire même sous forme de glycogène, ainsi qu'Arnold l'a démontré. Il se pourrait que les cellules mésenchymateuses superficielles, prennent part aussi à l'élaboration du combustible nécessaire à la fibre musculaire.

L'oxygène, indispensable pour la mise en liberté de l'énergie enfermée dans le combustible, est apporté par les capillaires trachéens. Vu l'intensité des échanges qui doit avoir lieu dans la substance contractile de ces muscles, nous comprenons le besoin d'une ventilation parfaite dans cette substance ce qui est assuré par l'extrême abondance des capillaires trachéens et par les rapports intimes des disques sombres avec ces capillaires.

Les muscles des pattes, ayant au contraire à développer une puissance beaucoup plus faible pendant la marche, n'ont pas besoin d'une si grande ventilation. Leurs capillaires aériens s'arrêtent dans le sarcolemme ou, s'ils pénètrent dans la substance contractile, ils sont peu nombreux et restent généralement dans les couches superficielles de cette substance.

Il nous semble intéressant d'insister à cette occasion sur les modifications subies par les capillaires trachéens pendant la contraction musculaire, cela devant nous expliquer les mouvements de la colonne d'air qu'ils contiennent.

Soit un capillaire trachéen entre deux colonnettes contractiles (Fig. XII).

A l'état de repos (*R*) il doit avoir sa longueur et son diamètre intérieur maxima. Quand les colonnettes musculaires se contractent le diamètre longitudinal diminue d'une certaine quantité et le diamètre transversal augmente en proportion (Fig. XII, *C*). Mais les espaces compris entre les colonnettes et dans lesquels sont logés les capillaires aériens seront aussi modifiés. Tous leurs diamètres vont être diminués pendant la contraction, d'où il s'ensuit la compression latérale des capillaires et leur plissement en zigzag (Fig. XII, *C*). L'air qu'ils contiennent sera donc expulsé, en partie pendant la contraction (phase d'expiration

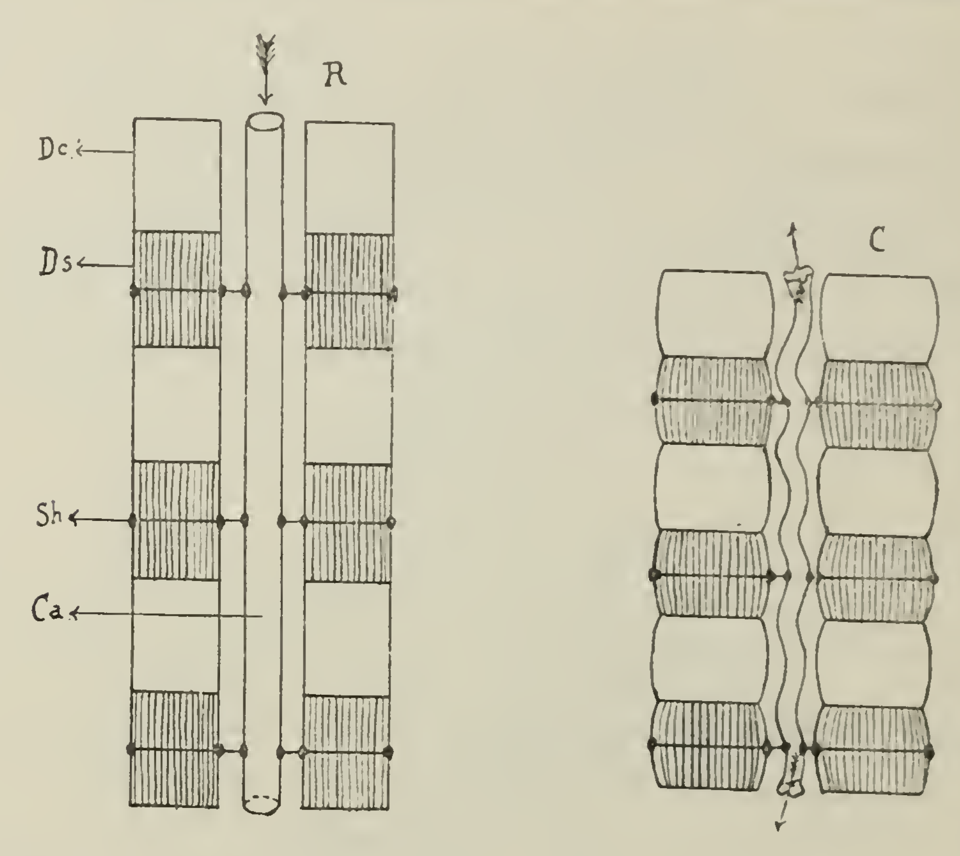


Fig. XII. — Schéma des modifications subies par les capillaires trachéens pendant la contraction musculaire. — *R*, repos; *C*, contraction.

musculaire) et aspiré pendant le relâchement (phase d'inspiration musculaire).

Les capillaires à direction transversale, seront aussi comprimés latéralement, par suite du raccourcissement des colonnettes, et allongés par suite de l'accroissement de leur diamètre transversal. L'air qu'ils contiennent sera aussi expulsé en partie pendant la contraction.

Il y a lieu de se demander, maintenant, comment se fait le renouvellement de l'air dans ce système de capillaires. Si l'on admet que l'air rentre en même temps par tous les stigmates

et sort de la même manière, il doit se faire ainsi un mouvement de va-et-vient dans le système trachéen. Mais ce mouvement ne saurait guère assurer la ventilation dans les capillaires, dont le diamètre intérieur ne dépasse pas 1 μ, et qui par conséquent doivent opposer une résistance considérable au courant aérien. Les choses se passeraient autrement si l'air circulait à l'intérieur de ces capillaires, dans une direction déterminée. Dans ce cas il faut qu'il rentre par certains stigmates et en sortir par d'autres. — **Pagenstecher** et **Lowne** ont admis cela pour certains Insectes. Mais la démonstration expérimentale n'a pas encore été donnée.

(Travail de l'Institut de Physiologie de Bucarest.)

LA BOURSE DE FABRICIUS

ET LES ORGANES LYMPHO-ÉPITHÉLIAUX

Par J. JOLLY

(*Laboratoire d'Histologie de l'École des Hautes Études au Collège de France.*)

Planches XV-XVI-XVII-XVIII.

Nos connaissances sur la formation du tissu lymphoïde et des leucocytes ont, dans ces dix dernières années, fait de remarquables progrès. Les études d'histogenèse ont montré les liens de parenté qui rattachent, d'une part, les cellules lymphoïdes au mésenchyme, d'autre part, ceux qui rattachent les différentes variétés de leucocytes à une même souche originelle. La différenciation cellulaire, la maturation progressive d'éléments anatomiques en évolution ont expliqué nettement, par comparaison avec ce qui se passe dans les épithéliums, les diversités d'aspect et de structure.

Les relations des cellules lymphoïdes avec le tissu de charpente sont devenues aussi plus claires : l'étude de l'histogenèse du tissu conjonctif de l'embryon montre la faculté qu'ont les cellules mésenchymateuses fusiformes et étoilées de se transformer en éléments compacts, lymphoïdes. La première ébauche des ganglions lymphatiques est simplement constituée par du tissu de mésenchyme entre les vaisseaux lymphatiques; le tissu lymphoïde n'apparaît que secondairement, la migration semble ici un phénomène accessoire, et il est probable que la plupart des lymphocytes se forment directement aux dépens des jeunes cellules conjonctives.

Les discussions qui avaient lieu autrefois sur la nature même de la charpente conjonctive sont aujourd'hui moins aiguës. Il

est certain que la charpente réticulée des gros ganglions adultes, comme ceux du Bœuf, objet d'étude de prédilection des anciens histologistes, est formée surtout de fibrilles; il n'est pas douteux, par contre, que cette trame est purement cellulaire dans les ébauches embryonnaires. Ces différences d'aspect sont dues à des stades différents d'évolution. Les fibrilles, par un mécanisme encore discuté, se forment progressivement aux dépens des cellules; et si les fibrilles de la trame réticulée semblent différentes de celles du tissu conjonctif, c'est tout simplement qu'elles ne fabriquent pas de collagène. Elles ressemblent en cela aux fibrilles conjonctives des embryons et des jeunes animaux; commes elles, elles sont réduites à un filament colorable revêtu probablement d'une membrane; la plupart d'entre elles restent à ce stade d'évolution. (Zachariadès, 1904.)

Dans d'autres organes lymphoïdes, les relations des lymphocytes avec la charpente ne sont pas aussi claires. C'est ce qu'on peut constater pour le tissu lymphoïde qui se forme au voisinage des revêtements épithéliaux. Ici, l'union est quelquefois si intime que l'on peut se demander si le tissu épithélial ne prend pas part directement à la formation du tissu lymphoïde pour fabriquer soit les lymphocytes, soit la charpente. Dans certains cas même, comme on le voit pour le thymus, l'organe lymphoïde est précédé par une véritable ébauche épithéliale. On sait combien ce fait a soulevé de discussions, les uns admettant le remplacement de l'ébauche épithéliale primitive par les cellules lymphoïdes venues du tissu conjonctif voisin, les autres soutenant la transformation directe de l'ébauche épithéliale primitive en tissu lymphoïde.

Dans ces derniers temps, à la lumière des travaux d'histogenèse entrepris sur des objets variés et complétés par l'expérimentation, une troisième manière de voir, intermédiaire, semble avoir rencontré plus de faveur : l'ébauche épithéliale n'a pas disparu, elle a été simplement pénétrée par les lymphocytes migrateurs venus du mésenchyme; cellules épithéliales et leucocytes se sont associés et adaptés les uns aux autres.

C'est, en réalité, comme on le voit, le problème de la spécificité des feuillets et de la formation du mésenchyme qui

est ici posé. Les recherches embryologiques modernes ont montré que les différents tissus de substance conjonctive des Vertébrés prennent naissance aux dépens de groupes cellulaires qui se détachent en différents points des feuillets épithéliaux primitifs : c'est le mésenchyme. L'origine épithéliale de ces groupes cellulaires ne fait pas de doute; mais pendant combien de temps le feuillet primitif est-il capable d'essaimer des cellulés mésenchymateuses? C'est ce qu'on ignore. Pour la plupart des auteurs, cette fonction n'appartient qu'aux premiers stades du développement embryonnaire, à un moment où la différenciation cellulaire est très peu avancée; pour d'autres, au contraire, cette faculté persiste pendant tout le développement et particulièrement pour les organes lymphoïdes, qui, comme les amygdales, les plaques de Peyer, le thymus, se forment au niveau d'un revêtement épithélial.

J'ai cherché à aborder le problème en étudiant des organes plus simples que le thymus. Or, il existe justement chez les Oiseaux un organe lymphoïde qui, par sa structure, rappelle beaucoup le thymus, et qui, comme lui, est précédé par une ébauche épithéliale parfaitement nette. Le problème d'histogenèse est donc posé ici exactement de la même façon que pour le thymus; mais il est plus simple, et voici pourquoi. Dans le thymus, chez la plupart des espèces, les ébauches épithéliales, en même temps qu'elles subissent la transformation lymphoïde, se détachent de leur matrice, le revêtement endodermique pharyngé, de sorte qu'on perd, de ce fait même, un précieux élément d'appréciation. Dans la bourse de Fabricius au contraire, à aucun moment (sauf dans les stades ultimes de l'involution), l'ébauche épithéliale ne se sépare de sa matrice; on peut donc toujours la reconnaître, aussi bien pendant l'histogenèse que pendant l'involution physiologique et expérimentale; par suite de leur continuité avec le revêtement endodermique, on peut toujours distinguer les éléments épithéliaux.

Nous étudierons ces phénomènes dans la bourse de Fabricius et nous chercherons ensuite à retrouver des faits analogues dans d'autres objets. Ces objets existent; ils forment une série d'organes allant du plus simple au plus complexe, formés par

l'association intime d'un revêtement épithélial et des cellules lymphoïdes; nous les étudierons sous le nom d'*organes lympho-épithéliaux*.

I. — HISTORIQUE

La bourse de Fabricius est un petit organe d'apparence glandulaire que l'on trouve, chez les jeunes Oiseaux, accolé à la face postérieure de l'intestin terminal dans sa dernière portion. Il est creux et possède généralement d'épaisses parois; sa cavité s'ouvre dans le cloaque; il est particulier aux Oiseaux. Découvert au XVIIe siècle par **Fabricius d'Aquapendente**, il excite la curiosité des observateurs qui, ne retrouvant rien de semblable chez les autres Vertébrés, lui assignent successivement, et sans la moindre raison, les rôles les plus variés, y voyant un réservoir séminal, une vessie urinaire ou l'assimilant aux glandes anales, aux vésicules séminales des Mammifères, à la prostate.

Les premiers examens histologiques marquent le début d'une phase plus scientifique de cette étude. **Leydig** (1857), voit le fait principal : la ressemblance de la bourse avec les organes lymphoïdes. « La muqueuse de la bourse de Fabricius renferme une grande quantité de follicules de Peyer à l'exclusion de toute autre formation glandulaire. » Ces follicules, formés par le tissu conjonctif de la muqueuse, et revêtus par l'épithélium cylindrique stratifié qui tapisse la cavité de l'organe, sont, comme ceux des plaques de Peyer, des follicules lymphatiques. **Alesi** (1875), d'après l'étude d'un plus grand nombre d'espèces, arrive à la même conclusion. C'est un organe lymphoïde, et les follicules sont comparables à ceux de l'appendice du Lapin. **Forbes** (1877), dont le travail est surtout anatomique, adopte les conclusions d'**Alesi**, et confirme, chez différentes espèces, le fait déjà connu des premiers observateurs, de la disparition de la bourse à l'âge adulte.

A la même époque, **Stieda** et ses élèves, abordant le problème par l'étude embryologique, font faire un second pas à la question. Ils montrent que si les follicules de la bourse ressemblent

à ceux de l'intestin et de divers organes lymphoïdes, ce n'est là qu'une analogie superficielle et qu'ils s'en distinguent par des caractères spéciaux. En effet, dans un excellent travail, **Bornhaupt** (1867) montre, chez l'embryon du Poulet, que la bourse de Fabricius se développe aux dépens de l'épithélium de l'intestin postérieur. Elle forme d'abord une ébauche épithéliale compacte, dont la cavité, apparue ensuite, ne communique que secondairement avec celle du cloaque. La première apparition des follicules est marquée par des bourgeons épithéliaux partis de l'épithélium de revêtement. Les jeunes follicules sont constitués par des nodules épithéliaux, unis à l'épithélium de revêtement et inclus dans le tissu conjonctif de la muqueuse. Ce sont donc de petites glandes et non des follicules lymphatiques. Cependant, lorsque l'organe se développe, après l'éclosion, quelle est la raison de son apparence lymphoïde? C'est, d'après **Gallen** (1871) et **Stieda** (1880), que, autour du corpuscule épithélial, le tissu conjonctif a pris le caractère adénoïde. Chaque follicule, en effet, comme l'avait déjà vu **Alesi**, est formé d'une substance centrale plus claire et d'une substance périphérique plus foncée. La substance centrale ou médullaire est formée par le corpuscule épithélial; la substance périphérique ou corticale possède la structure du tissu adénoïde; elle enveloppe le nodule épithélial. La transformation de l'organe épithélial embryonnaire en un organe d'apparence lymphoïde s'explique par un simple accolement : le bourgeon épithélial s'entoure d'une coque lymphoïde. A ce moment, **Kœlliker** (1879) montrait l'origine épithéliale du thymus embryonnaire. **Stieda** (1880) confirme cette découverte et voit dans ce fait, des raisons de rapprocher la bourse de Fabricius du thymus.

En 1888, **Wenckebach**, dans un important travail, arrive à une conclusion analogue. Le follicule embryonnaire est un bourgeon épithélial qui forme la substance médullaire du follicule définitif. Pour **Wenckebach**, les petites cellules lymphoïdes que l'on voit dans la substance médullaire dérivent directement du bourgeon épithélial, aussi bien que les cellules plus claires à protoplasme large et ramifié qui forment la charpente de ce tissu. A aucun moment il n'existe de pénétration entre les deux

substances : l'une est purement épithéliale, l'autre purement mésenchymateuse. Cette conception amène **Wenckebach** à conclure que les follicules de la bourse de Fabricius ne sont en rien comparables aux follicules clos de l'intestin et ne sont pas des organes lymphoïdes; ce sont des formations absolument différentes. **Schumacher** (1903) admet aussi, comme **Wenckebach**, une transformation directe des cellules épithéliales du bourgeon médullaire en lymphocytes et conclut aussi, comme lui, à une séparation très nette des deux substances. **Retterer** (1885) admet, au contraire, leur pénétration : pour lui, les cellules du nodule épithélial primitif se transforment directement en petites cellules lymphoïdes et le tissu conjonctif voisin pénètre secondairement tout le follicule, dont il forme la trame. Plus récemment, **Retterer** (1910) a admis que le tissu conjonctif de tout le follicule était formé par les cellules épithéliales, comme les cellules lymphoïdes. « L'épithélium est l'élément originel de toutes les portions qui composent les follicules clos et de la bourse de Fabricius et des plaques de Peyer des Oiseaux. Ce sont les cellules épithéliales qui, après avoir proliféré, se transforment et donnent naissance, aussi bien à la trame réticulée du follicule qu'aux lymphocytes qui sont contenus dans ses mailles. » Pour **Retterer**, la substance médullaire est vascularisée. La substance corticale des follicules est également de provenance épithéliale. La couche basilaire du bourgeon épithélial, proliférant par sa face profonde, produit le tissu conjonctif vascularisé de la substance corticale. C'est là une évolution identique à celle qui s'effectue lors de l'histogenèse des follicules clos de l'amygdale et des plaques de Peyer (**Retterer**, 1913). Les premiers travaux de **Retterer** sur le follicule de la bourse de Fabricius ont été le point de départ de sa théorie de l'origine épithéliale de tout le tissu lymphoïde du tractus digestif (amygdales, plaques de Peyer, etc.). **Disselhorst** (1904), dans son travail d'ensemble sur les glandes annexes de l'appareil génital, admet aussi l'existence du tissu conjonctif dans la substance médullaire des follicules. Pour lui, le follicule de la bourse est un véritable follicule lymphoïde dont la substance médullaire claire représente le centre germinatif.

Depuis 1910, je suis arrivé à une conception différente, basée non seulement sur l'histogenèse, mais encore et surtout sur l'étude physiologique et expérimentale de l'involution : la substance corticale est purement lymphoïde et mésenchymateuse; la substance médullaire, qui, au début, est purement épithéliale, est pénétrée secondairement par des lymphocytes; finalement, elle est constituée par une trame épithéliale, servant de support à des lymphocytes, et ne contenant ni vaisseaux ni tissu conjonctif; c'est un organe lympho-épithélial comparable au thymus. Les principaux faits sur lesquels s'appuie cette manière de voir ont été publiés déjà dans des notes préliminaires dont le présent travail est le développement.

II. — OBJETS D'ÉTUDE. TECHNIQUE

La bourse de Fabricius étant un organe transitoire, une recherche méthodique doit concerner avant tout les espèces communes qui permettent de connaître l'âge des individus et de suivre l'évolution de l'organe depuis les stades embryonnaires jusqu'à l'involution de l'âge adulte. Nos espèces domestiques, Poule, Pigeon, Canard, ont donc formé la base de ce travail. Mais l'histologie comparée a beaucoup d'importance, parce qu'elle montre des dispositions qui éclairent le problème. J'ai donc étendu mes recherches à un plus grand nombre d'espèces que j'ai réunies dans le tableau suivant[1] :

Palmipèdes	*Cygnus olor* L. (Cygne blanc). *Anser cinereus* Meyer (Oie domestique). *Anas boschas* L. (Canard domestique). Canard coureur indien (Indian Runner, *Anas domestica cursitans*). *Caïrina moschata* L. (Canard de Barbarie).

1. J'adresse ici mes vifs remerciements à toutes les personnes qui m'ont aidé à recueillir ce matériel, en particulier à M. **Ménégaux**, assistant au Muséum, à M. **Chappellier**, chef de travaux à l'École des Hautes-Études, à M. **Morin**, vétérinaire militaire, directeur de l'autrucherie de Tulear, à M. le Dr **M. Brulé**, chef de laboratoire à la Faculté de médecine, à M. **Debreuil** de Melun, à M. **A. Boutillier**, de Sermizelles, à Mlle **A. Robert**, de Frières-Faillouel. Je dois un remerciement tout spécial à mon ami le Dr **Claude Regaud** qui a bien voulu mettre au service de mon travail sa grande compétence en radiologie.

Gallinacés	*Gallus domesticus* L. *Meleagris gallopavo* L. (Dindon). *Perdix perdix* L. (Perdrix grise). *Pavo cristatus* L. (Paon). *Phasianus colchicus* L. (Faisan). *Numida meleagris* L. (Pintade).
Colombidés	Pigeon domestique.
Passereaux	*Passer domesticus* L. (Moineau). *Sporalginthus melpodus* Vieilh. (Bengali à joues orangées). Serin canari. *Caprimulgus europæus* L. (Engoulevent). *Pica pica* L. (Pie commune). *Corvus corone* L. (Corneille noire). *Corvus monedula spermologus* V. (Corbeau choucas). *Garrulus glandularius* L. (Geai).
Grimpeurs	*Cuculus canorus* L. (Coucou).
Rapaces	*Buteo vulgaris* L. (Buse). *Accipiter nisus* L. (Épervier). *Strix flammea* L. (Effraie). *Otus otus* L. (Hibou commun).
Coureurs	*Rhea americana* Lam. (Nandou). *Struthio camelus* L. (Autruche africaine).

La bourse de Fabricius est un organe assez volumineux, facile à mettre en évidence. Pour l'atteindre, il n'est pas besoin de technique spéciale. L'oiseau étant sacrifié par section du cou, on arrache avec précaution le plumage de l'abdomen, on fixe l'animal sur le dos et on fend la paroi abdominale sur la ligne médiane au-dessus du cloaque jusqu'au sternum; attirant alors la masse intestinale et le gésier on cherche la terminaison de l'intestin. On est guidé par l'insertion des deux cæcums, forts longs et volumineux chez les omnivores comme le Poulet et le Canard et les herbivores comme l'Oie, la Canepetière, très courts au contraire, en général, chez les granivores et les carnivores. Les Oiseaux n'ont ni gros intestin, ni rectum proprement dit, mais seulement un intestin terminal, assez court, dernière portion de l'intestin comprise entre l'abouchement des cæcums et le cloaque. La bourse de Fabricius est exactement placée derrière l'intestin terminal, dans sa dernière portion, souvent renflée en une volumineuse dilatation, comme chez le Poulet. L'organe étant reconnu, on sectionne l'intestin terminal entre deux ligatures; puis après avoir fendu la peau de chaque côté de l'orifice cloacal, tenant la lèvre postérieure du cloaque de la main gauche avec une pince, on rase avec le scalpel, de la

main droite, la face postérieure du bassin et on détache d'un seul bloc le cloaque avec son orifice cutané, la terminaison de l'intestin et la bourse de Fabricius. Étendant les organes sur un liège, la bourse tournée vers l'observateur, on aperçoit sa face postérieure et ses côtés que croisent les uretères et les canaux déférents. Pour observer l'orifice d'abouchement de la bourse dans le cloaque, on place ensuite les organes dans leur position naturelle, face ventrale vers l'observateur. On fend, avec des ciseaux, la lèvre antérieure du cloaque et on prolonge l'incision sur toute la hauteur de l'intestin terminal. Le cloaque est ainsi complètement ouvert. On aperçoit une valvule semi-lunaire et juste au-dessous, sur la ligne médiane, le petit orifice d'entrée de la bourse de Fabricius; il est virtuel, aplati d'avant en arrière, masqué par le repli semi-lunaire.

La pointe d'un stylet soulevant cette valvule, et guidée de bas en haut, pénètre dans la cavité de l'organe. Le bord libre de cette valvule. est un point de repère quand on veut séparer la bourse entière, pour la peser par exemple. Ayant reconnu l'orifice, on sectionne transversalement toute la paroi du cloaque, juste à ce niveau; il est facile ensuite de libérer l'organe des parties adjacentes.

Pour prendre une bonne idée des rapports de la bourse avec le cloaque et l'intestin terminal, il est indispensable d'avoir des coupes d'ensemble sagittales. On fixe les organes en les immergeant, s'ils sont volumineux, dans une solution de formol à 10 p. 100 pendant une huitaine de jours, puis dans l'alcool à 70°. Ils ont pris alors une consistance suffisante pour qu'on puisse, à l'aide du rasoir et du scalpel abraser les faces latérales du bloc. On préparera ainsi des surfaces de section qui permettront d'obtenir, après inclusion à la celloïdine, de bonnes coupes sagittales médianes passant par l'orifice externe du cloaque, l'orifice de l'intestin, l'orifice et le col de la bourse de Fabricius. Ces préparations d'ensemble sont fort instructives pour l'étude anatomique de l'organe; elles sont de plus, comme nous le verrons, indispensables à l'étude du développement et de l'involution.

Lorsque la bourse est petite (Moineau, Serin, etc.) elle peut

être fixée facilement entière dans nos fixateurs usuels. Quand elle est plus volumineuse (Poulet, Canard), on est obligé de la sectionner. Les fragments recueillis pour l'étude histologique doivent être détachés par des sections transversales au grand axe. De cette façon, les coupes intéresseront transversalement les plis longitudinaux de la muqueuse (Gallinacés, Lamellirostres, etc.); elles auront aussi plus de chances de passer par le grand axe des follicules, orientation indispensable pour comprendre leur disposition.

Les mélanges sublimé-bichromate-formol sont les fixateurs que j'ai le plus souvent employés, suivis de l'inclusion à la paraffine et des colorations usuelles. Les coupes d'ensemble régulières sont parfois difficiles à obtenir à cause de la multiplicité des plis, de l'absence d'homogénéité du tissu et de la forme cylindrique du fragment. L'inclusion à la celloïdine permet de remédier à ces difficultés. Pour l'étude de l'hématopoïèse dans le tissu conjonctif de la bourse, le liquide de Dominici et le liquide de Helly m'ont donné de très bons résultats. Le liquide de Helly pénètre bien, il donne des préparations parfaites dans lesquelles l'hémoglobine des globules rouges nucléés et les granulations des leucocytes sont exactement fixées; mais son emploi est délicat et il est nécessaire de tâtonner pour le temps de fixation. Il y a intérêt à ne prolonger la fixation que juste le temps nécessaire.

Les bourses involuées sont souvent fort difficiles à couper à la paraffine, soit qu'elles soient devenues complètement fibreuses, soit qu'elles contiennent des zones caséeuses. Dans ce cas, il faut avoir recours à l'inclusion à la celloïdine qui est la méthode de choix pour toutes les coupes d'ensemble.

Les renseignements obtenus par les coupes colorées doivent être complétés par ceux que donnent les coupes d'organes injectés. Les artères de la bourse, venues de la sacrée moyenne, abordent l'organe par son sommet et pénètrent dans la base des plis. L'animal, sacrifié par section du cou, est largement ouvert et le plastron sterno-costal enlevé par une incision de chaque côté, libéré par section des os caracoïdes. Une injection de gélatine au bleu de Prusse est poussée dans l'aorte abdominale de l'oi-

seau encore chaud. Lorsque la bourse est devenue bleue, on lie l'aorte devant la canule, ainsi que la veine cave sur laquelle un fil a été placé, et on immerge le tout dans l'eau froide. Lorsque la gélatine est coagulée, on détache d'un seul bloc bourse, cloaque et intestin terminal qu'on fixe dans le formol. L'inclusion à la celloïdine permettra d'obtenir de bonnes coupes d'épaisseurs variées, suivant différentes orientations. Les plus instructives sont les coupes transversales qui sectionnent les follicules suivant leur axe et les coupes tangentielles à la surface des plis principaux qui sectionnent les follicules transversalement. Comme nous le verrons plus loin, ces injections vasculaires sont absolument indispensables pour avoir une bonne idée de la structure des follicules.

L'étude embryologique a été faite sur le Poulet, le Canard et le Pigeon. Je rappelle simplement que l'incubation est beaucoup plus longue chez le Canard que chez le Poulet (vingt-huit à trente jours au lieu de vingt et un) et que ce fait a naturellement des conséquences au point de vue des stades d'évolution, qui retardent chez le Canard. Chez le Pigeon, qui pond deux œufs à un ou deux jours d'intervalle et se met à les couver, l'incubation est d'environ dix-huit jours; mais il ne m'a pas été possible de préciser l'âge certain de tous mes embryons; je me suis contenté de les mesurer et de les mettre en série.

J'ai eu aussi à ma disposition quelques embryons d'Oie, de Serin canari, de Canard musqué, de Canard coureur indien, qui m'ont permis de vérifier les principaux faits acquis chez le Poulet, le Canard et le Pigeon.

La bourse étant un organe transitoire, je me suis préoccupé d'en suivre l'évolution pendant toute la vie de l'animal. J'ai pu étudier le mécanisme de l'involution dans quelques espèces, en particulier chez le Poulet et le Canard. J'ai réussi à déterminer la marche de cette involution et à voir en particulier quelles sont ses relations avec le développement sexuel. La récolte du matériel devient ici assez pénible et longue, car il faut autant que possible connaître l'âge des animaux. J'ai cherché à obtenir l'involution par des moyens expérimentaux : le jeûne et les rayons cathodiques. Grâce à l'obligeance de mon ami, M. Regaud,

qui a bien voulu se charger d'irradier mes animaux, j'ai pu étudier dans des conditions précises l'action des rayons X sur la bourse. Les détails techniques de ces expériences seront donnés aux chapitres correspondants.

III. — ANATOMIE DE LA BOURSE DE FABRICIUS

La bourse de Fabricius est accolée à la face postérieure du cloaque et de l'intestin terminal. Elle a l'aspect d'une gourde dont le fond ou sommet est dirigé en arrière et en haut vers la colonne vertébrale et dont le col s'insère au cloaque. La forme varie suivant les espèces : chez le Poulet, elle est globuleuse, presque sphérique et sessile quand elle est arrivée à son complet développement; chez le Canard au contraire, elle est très allongée et presque exactement cylindrique; chez le Pigeon, elle est piriforme à sommet très allongé; chez la Buse, la Perdrix, etc., piriforme a sommet arrondi. Chez la Corneille, au contraire, les dimensions transversales prédominent; cet aspect s'exagère chez le Geai où la bourse devient bifide.

Les dimensions varient avec l'âge. Chez le Poulet, lorsqu'elle est arrivée à son complet développement, au début du cinquième mois, elle a environ 30 millimètres de haut, 20 millimètres de large et 10 millimètres d'épaisseur d'avant en arrière. Sa face antérieure est bombée, de sorte que le sommet est légèrement déjeté en arrière. Cet aspect est beaucoup plus exagéré chez le Pigeon. Ici, la face antérieure est composée de deux parties, une partie inférieure, plane, accolée au cloaque, une partie supérieure, à orientation céphalique; l'axe de l'organe, incurvé, forme un angle à ouverture postérieure, et le sommet est nettement dirigé en arrière.

A l'éclosion, chez le Poulet, la bourse a environ 5 millimètres de haut; à un mois, 10; à deux mois, 15 à 18; à trois mois 20 à 25; à quatre mois, 30. Ces dimensions, pour lesquelles il existe de notables variations individuelles, concordent avec celles données par **Gallen** (1871) et **Wenckebach** (1888). Les variations concernent aussi la race.

Les poids sont beaucoup plus importants à connaître et

moins sujets à variations; ce sont eux, et non les dimensions, qui doivent être pris comme éléments de comparaison dans les expériences. Chez le Poulet, lorsqu'elle est arrivée à son complet développement, la bourse pèse environ 3 grammes, à peu près

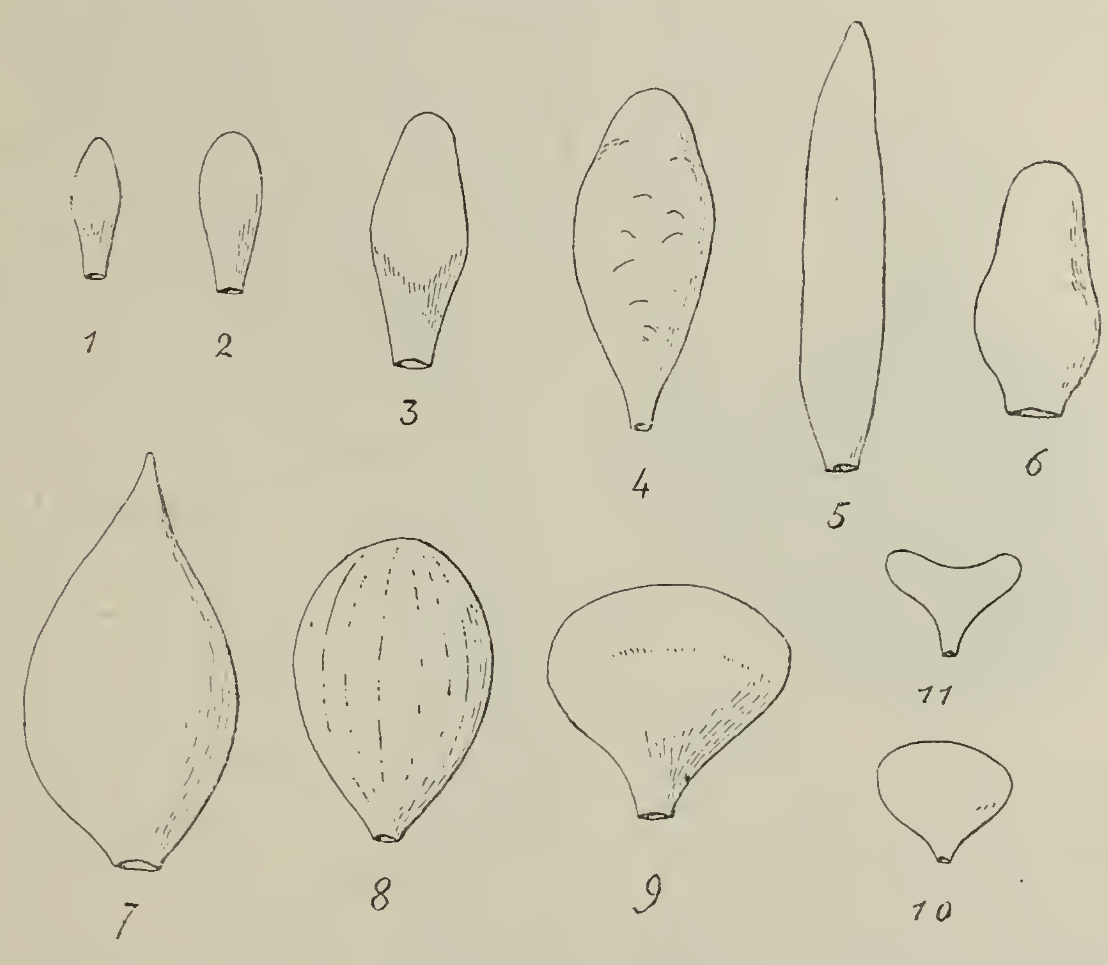


Fig. I. — *Bourse de Fabricius de quelques espèces d'Oiseaux.* — 1, Perdrix; — 2, Épervier; — 3, Pigeon; — 4, Buse; — 5, Canard de 3 mois; — 6, Oie de 4 mois 1/2; — 7, Dinde de 4 mois 1/2; — 8, Poulet de 4 mois; — 9, Corneille; — 10, Pie; — 11, Geai. — Dimensions légèrement réduites.

comme le thymus, et pour des individus non engraissés et pesant 1 200 grammes, elle représente ainsi $\frac{1}{400}$ du poids du corps environ, soit 0 gr. 0025 par gramme d'animal. Après l'éclosion, elle pèse environ :

à 1 jour	0gr,05.
1 mois	0gr,50.
2 —	0gr,50 à 1 gramme.
3 —	1gr,50.
4 —	3 grammes.

Au commencement du sixième mois, elle diminue assez brusquement et ne tarde pas à s'atrophier. Nous étudierons ces faits en détail au chapitre de l'involution physiologique, et nous verrons que malgré les variations individuelles, cette évo-

lution pondérale est d'une grande régularité, si on tient compte non pas seulement de l'âge, mais de l'état du développement de l'animal et particulièrement de l'état de ses autres organes lymphoïdes et de ses glandes génitales.

La bourse est creuse et sa cavité s'ouvre directement dans le cloaque. Gadow (1891) a divisé le cloaque des Oiseaux en trois étages : un étage supérieur, intestinal (le coprodæum), un étage moyen, urogénital (urodæum), un étage inférieur, cutané (proctodæum) dans lequel s'ouvre la bourse de Fabricius. Cette division est parfaitement justifiée chez l'Autruche, où, comme j'ai pu m'en assurer chez de jeunes exemplaires de Nandou et d'Autruche africaine, il existe un diaphragme très développé séparant l'intestin du coprodæum, ainsi que deux autres replis délimitant en haut et en bas l'urodæum. Chez la plupart des autres espèces, ces replis n'existent bien développés que chez l'embryon, comme nous le verrons plus loin. Encore, le repli supérieur, qui sépare l'intestin du coprodæum, n'existe-t-il presque jamais, même chez l'embryon. Chez le Poulet adulte, le coprodæum n'est représenté que par une dilatation de l'extrémité de l'intestin avec lequel il se continue sans démarcation. Il existe un repli constant qui sépare plus ou moins l'étage inférieur (vestibule cloacal) du reste de la cavité et auquel s'insère la bourse. Ce repli est situé sur la paroi postérieure du cloaque : il est mince, ordinairement semi-lunaire à

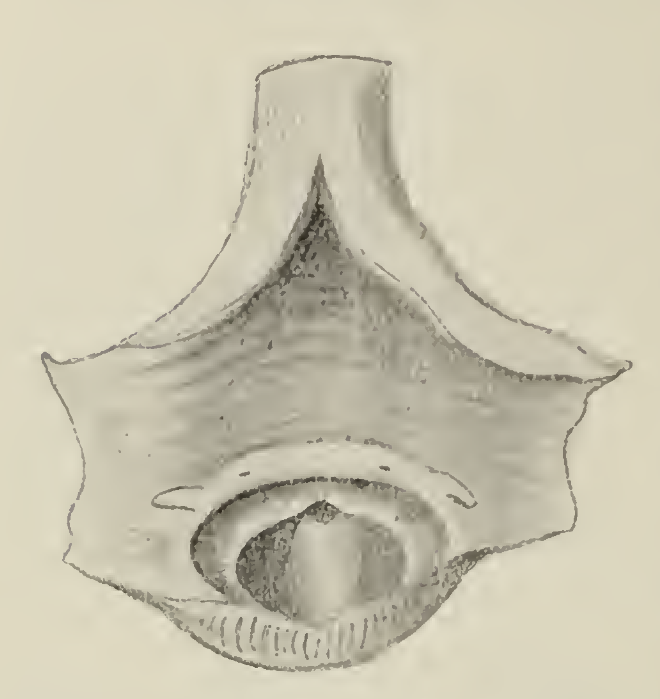


Fig. II. — *Poulet ♂ âgé de 6 mois.* — Cloaque ouvert par sa face antérieure. De haut en bas : intestin terminal ; ampoule terminale de l'intestin ouverte sur sa face antérieure ; elle forme l'étage supérieur du cloaque mais se continue sans démarcation avec l'intestin. Bourrelet semi-annulaire situé entre l'ampoule intestinale et l'étage moyen du cloaque ; de chaque côté de la ligne médiane, les orifices très petits des uretères ; plus en dehors, les papilles cylindro-coniques au sommet desquelles s'ouvrent les canaux déférents. Au-dessous du bourrelet, l'étage moyen du cloaque dans lequel s'ouvrent, chez l'embryon, les conduits uro-génitaux ; il est séparé de l'étage inférieur ou vestibule par un repli au-dessous duquel on voit, sur la ligne médiane, l'ouverture de la bourse. Étage inférieur avec l'ouverture de la bourse et le gros bourrelet lympho-glandulaire occupant la partie médiane de la face postérieure du vestibule. Lèvre postérieure de l'orifice cloacal. — Grandeur nature.

concavité inférieure. L'extrémité mousse d'un stylet, introduite



Fig. III. — *Embryon de Pigeon du 18e jour, jour de l'éclosion.* — Coupe sagittale de la bourse. La cavité glandulaire se continue en bas avec l'étage inférieur du cloaque ou vestibule, lui-même séparé encore du cloaque proprement dit (étage moyen) par une membrane épithéliale qui est un reste de la membrane anale. — Grossissement de 20/1.

sous lui, pénètre facilement dans la cavité de la bourse. L'orifice de la bourse n'est pas un orifice arrondi à bords nets; le

pédicule étant accolé à la paroi postérieure du cloaque, un simple éperon l'en sépare, éperon qui se termine en bas par un repli cachant l'entrée de l'organe.

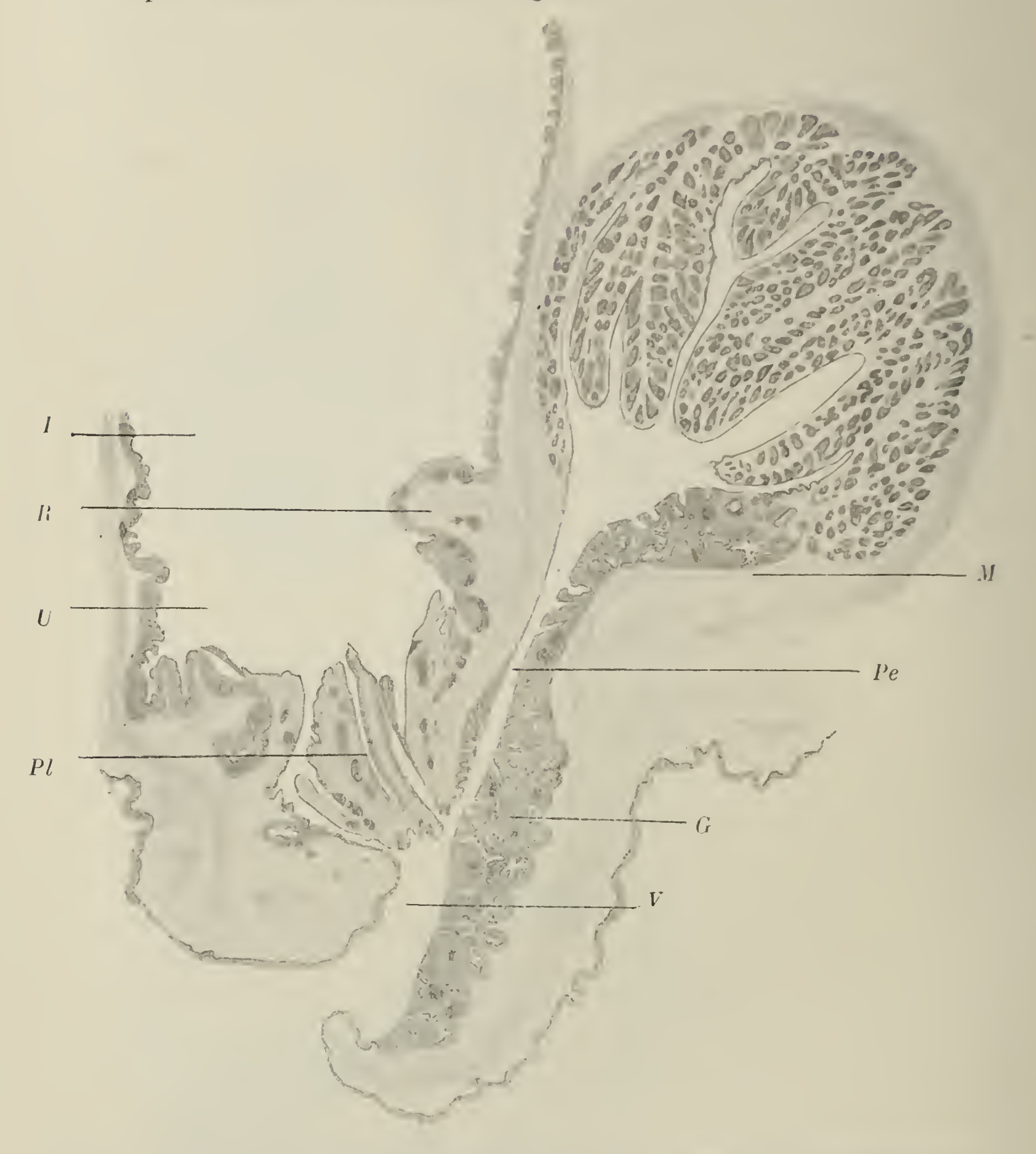


Fig. IV. — *Poulet ♂ de 5 mois.* — Coupe sagittale médiane du cloaque. Bourse de Fabricius au début de l'involution. I, cavité intestinale; *R*, coupe du repli semi-annulaire situé entre le segment intestinal et l'étage moyen du cloaque (*U*); *Pl*, coupe des plis de la muqueuse cloacale au niveau du point ou le cloaque proprement dit (étage moyen, *U*) s'ouvre dans l'étage inférieur ou vestibule (*V*). *G*, glandes muqueuses de la paroi postérieure du cloaque envahies par le tissu lymphoïde. *Pe*, pédicule de la bourse. *M*, point où la cavité de la bourse en involution est envahi par la muqueuse cloacale. — Grossissement de 5/1.

Au-dessus, et de chaque côté de la ligne médiane, on aperçoit l'orifice des uretères et des canaux déférents. Les orifices urétéraux sont en dedans, séparés l'un de l'autre de 1 centimètre

environ; chacun des orifices des canaux déférents est à quelques millimètres en dehors; ils sont facilement reconnaissables, car ils s'ouvrent chacun au sommet d'une papille conique, effilée, saillante de 3 à 4 millimètres. Avant de déboucher dans le cloaque, ces conduits descendent à la face postérieure de l'intestin terminal, de chaque côté de la bourse avec laquelle ils affectent des rapports assez étroits.

Au-dessus de ces orifices, on aperçoit, sur la paroi postérieure du cloaque, un gros bourrelet semi-annulaire, qu'on peut considérer comme limitant, en haut, l'étage moyen du cloaque ; il n'est pas rare, cependant de voir déboucher les uretères et les canaux déférents sur ce repli même, et non au-dessous. Ce repli, bien développé chez le Poulet mâle, n'existe pas chez toutes les espèces.

Les parois de la bourse de Fabricius sont épaisses et tapissées ordinairement de gros plis saillants qui font souvent de la cavité de l'organe une cavité virtuelle. Chez le Poulet, ces gros plis, au nombre de douze ou quatorze environ, sont allongés suivant l'axe de l'organe et forment des crêtes régulières. Leur insertion, visible à l'extérieur, divise la bourse en fuseaux réguliers qui lui donnent l'apparence d'un ballon. Le bord libre de ces plis est assez épais; l'insertion, au contraire, est étroite, de sorte que leur section transversale a la forme d'une massue. Chez le Canard, il existe seulement deux gros plis parallèles, qui à eux seuls, remplissent la cavité de l'organe. Chez le Pigeon, ce ne sont plus des replis réguliers, mais des plissements très compliqués. Chez les Rapaces et les Coureurs, chez certains Grimpeurs et Passereaux fissirostres, la disposition éversée des follicules donne à la surface interne de la bourse un aspect tout particulier : on voit à la loupe de petites saillies arrondies, qui représentent des follicules; elles apparaissent libres ou souvent sont comme enchâssées dans des plis circulaires.

L'épaisseur des parois de la bourse et des plis de la muqueuse est due à la présence de nombreux follicules lymphatiques. C'est ce qui fait que la bourse donne au doigt la sensation d'un organe glandulaire plein. Au contraire, lorsqu'elle a subi rapi-

dement un début d'involution, la disparition relative du tissu lymphoïde amincit les parois et l'organe donne l'impression d'un petit sac flasque et vide. Dans l'involution physiologique habituelle, la disparition graduelle du tissu lymphoïde ne tarde pas à s'accompagner d'une atrophie fibreuse; l'organe est alors petit et très dur au toucher.

La bourse de Fabricius possède une enveloppe musculaire lisse dont la contractilité peut très bien être observée sur l'organe qu'on vient de détacher. Je m'en suis rendu compte particulièrement chez le Geai dont la bourse est bifide : la contraction lente de la paroi musculaire rétracte l'extrémité des cornes et modifie nettement la forme extérieure de l'organe.

IV. — STRUCTURE

L'examen d'une coupe transversale de la bourse de Fabricius d'un Poulet de deux à trois mois, montre, après coloration, les faits suivants : à la périphérie, l'organe est complètement enveloppé par une mince capsule conjonctive doublée en dedans d'une couche très mince de fibres musculaires lisses disposées concentriquement. La cavité de l'organe, anfractueuse, est en grande partie effacée par de volumineuses saillies ou papilles qui répondent à la coupe transversale des plis longitudinaux. Ces plis, minces à leur insertion, plus larges à leur partie moyenne, sont revêtus d'un épithélium cylindrique reposant sur une basale ordinairement fort nette. Entre l'épithélium et la musculaire se trouve une couche conjonctive qui forme la plus grande partie de l'épaisseur de la paroi de l'organe, et dans laquelle se trouvent les follicules; cette couche qui est l'analogue du derme de la muqueuse intestinale, se prolonge, bien entendu, dans l'axe de chaque pli.

L'épithélium qui revêt la cavité de la bourse est un épithélium cylindrique, ordinairement à plusieurs rangées. Suivant les espèces, les cellules sont plus ou moins hautes. Elles sont particulièrement développées chez le Poulet; elles sont plus basses et souvent cubiques chez le Pigeon. Dans cet épithélium,

Wenckebach et **Schumacher** ont déjà signalé la présence de cellules muqueuses, peu nombreuses du reste. **Schumacher** (1903) a fait chez un Corbeau choucas une observation isolée d'un grand intérêt : il a constaté la présence d'un épithélium cylindrique à cils vibratiles limité aux parties saillantes qui précèdent l'antre du follicule. **Schumacher** suppose que c'est là une formation secondaire, une adaptation fonctionnelle tardive destinée à éliminer les lymphocytes détruits qui existent à la surface de la muqueuse. Je n'ai pu revoir le fait chez le Choucas, mais chez un Canard, j'ai vu un fait semblable dans la bourse involuée; j'y reviendrai plus loin.

Chez le Poulet, la disposition des follicules est très régulière : tous sont au contact de l'épithélium et distribués, en réalité, sur une seule rangée. Dans la coupe de chaque pli, on trouve donc, au centre, une arête conjonctive, coupe d'une mince lamelle dépendant du derme muqueux et qui se continue directement avec le tissu conjonctif placé immédiatement sous la musculaire, et de chaque côté de cette arête, sous l'épithélium, une rangée de follicules. Beaucoup d'espèces présentent une disposition analogue. Chez le Canard, elle est en réalité la même, mais il existe seulement deux volumineux plis. Chez le Pigeon, le Serin, le Moineau, etc., l'aspect de la coupe est très différent : il n'existe pas de rangées régulières, et les follicules, très tassés les uns contre les autres, paraissent distribués sans ordre; la cavité centrale, plus petite, est très anfractueuse et envoie entre les follicules d'étroites fissures qui pénètrent d'une façon compliquée à travers toute l'épaisseur de la paroi et sont revêtues d'un épithélium. Les follicules se trouvent tous en contact de cet épithélium, mais avec des orientations très différentes; une section transversale de l'organe les coupe dans tous les sens. Ils sont globuleux, serrés les uns contre les autres, souvent déformés par pression réciproque; ils prennent alors un aspect polyédrique, disposition qu'on voit nettement chez le Pigeon de deux mois.

Chez le Poulet, ils sont généralement ovoïdes et régulièrement orientés; une coupe transversale intéresse la majorité suivant le grand axe. Un des pôles est libre; c'est le plus pro-

fond, c'est la *base du follicule*; l'autre, superficiel, est adhérent à l'épithélium; c'est le *sommet ou tête du follicule*. On distingue, de plus, que la masse du follicule, d'aspect lymphoïde, c'est-à-dire formée de cellules rondes ayant l'aspect des lymphocytes, présente deux parties distinctes, déjà visibles à un faible grossissement : une portion centrale ou *médullaire* qui semble se



Fig. V. — *Pigeon âgé de 8 jours*. — Coupe de la bourse de Fabricius montrant les follicule et la manière dont ils entrent en contact avec l'épithélium de revêtement de la cavité glandulaire. Substance médullaire, claire; substance corticale, foncée. Sur les follicules exactement sectionnés suivant leur axe, on remarque que la substance corticale n'enveloppe pas complètement la follicule et qu'elle disparaît au point d'insertion du follicule à l'épithélium de revêtement. — Grossissement de 50/1.

continuer avec l'épithélium; une portion périphérique ou *corticale*, plus foncée, plus colorée, qui embrasse complètement la substance médullaire, sauf au niveau de son implantation épithéliale. Cette disposition est constante. Sur les coupes, beaucoup de follicules paraissent libres, plongés en plein tissu conjonctif, sans contact avec l'épithélium, la substance corticale entourant complètement la substance médullaire : il s'agit là de follicules coupés plus ou moins transversalement par rapport à leur grand axe.

Les rapports de l'épithélium avec le follicule sont particulièrement importants à étudier. Le revêtement épithélial se modifie au niveau de l'implantation du follicule : les cellules y sont en général moins serrées. Chez le Poulet, la portion de l'épithélium qui adhère au follicule est sur le même plan que les portions voisines; mais chez beaucoup d'oiseaux, en particulier chez le Pigeon, et aussi chez le Serin, la Pie, le Paon, etc., le revêtement épithélial s'enfonce plus ou moins, formant une sorte de crypte à collet rétréci. Le follicule entre ainsi en contact avec l'épithélium au fond d'une dépression profonde, et le revêtement épithélial le coiffe comme la muqueuse du bassinet coiffe les papilles du rein. La dépression est un véritable cul-de-sac au niveau du follicule, c'est l'*antre* du follicule ou *calice* qui se continue avec la cavité de l'organe par un passage étroit, le *collet*. Il y a là une disposition qui rappelle celle qu'affecte la muqueuse de l'appendice du Lapin avec les follicules sous-jacents. Le pertuis qui fait communiquer l'antre du follicule avec la cavité générale de la glande étant assez petit, le follicule semble, sur beaucoup de coupes, accolé à un petit cul-de-sac épithélial complètement clos. C'est là évidemment un aspect artificiel dû à l'orientation de la coupe qui a sectionné excentriquement l'antre du follicule. Chez le Canard, le point d'attache de l'épithélium au follicule est marqué par une sorte de panache formé de cellules cylindriques qui fait un peu saillie dans la cavité de l'organe. La partie libre du sommet du follicule est toujours peu infiltrée de lymphocytes et laisse toujours reconnaître, plus ou moins, sa structure épithéliale.

Des deux parties du follicule, la substance médullaire seule se continue directement avec l'épithélium, tandis que la substance corticale, au point de contact, est séparée de l'épithélium par la basale. Si l'on cherche à suivre le passage entre l'épithélium et la substance médullaire, on constate que le tissu lymphoïde de la substance médullaire paraît se continuer insensiblement avec l'épithélium. Par contre, la substance médullaire et la substance corticale ont des limites parfaitement nettes; si on les examine à un grossissement suffisant sur des préparations bien fixées, on reconnaît qu'elles sont séparées par une

ligne nette, par une véritable basale que l'on peut rendre très apparente par certaines colorations, comme la coloration de Mallory, et qui se voit facilement, par n'importe qu'elle coloration, sur des pièces chromées ou fixées par les mélanges chromo-osmiques. Cette basale se continue exactement, de chaque côté, avec la basale épithéliale.

Exactement en dedans de la basale, la substance médullaire présente une structure particulière : elle est limitée par des cellules cylindriques basses, d'apparence épithéliale, qui s'appuient sur elle et semblent se continuer de chaque côté, directement, avec l'épithélium de revêtement. Cette *couche bordante* est plus ou moins masquée, chez le Poulet, par des cellules lymphoïdes, mais elle est extrêmement nette chez le Canard; chez le Pigeon, elle se reconnaît à la disposition des noyaux, serrés et alignés en palissade au-dessus de la basale. Nous verrons plus loin que cette couche bordante apparaît beaucoup plus nettement au cours de l'involution et qu'elle représente la rangée basale des cellules du bourgeon épithélial primitif.

Les cellules lymphoïdes, aussi bien dans la substance corticale que dans la substance médullaire, présentent des phénomènes de mitose; ces figures sont surtout nombreuses dans la corticale qui est le siège principal de la multiplication et de la régénération de ces éléments. Mais jamais on n'y voit rien de comparable à des nodules ou à des centres germinatifs; les karyokinèses sont disséminées. Il est donc tout à fait impossible de comparer, comme l'a fait **Disselhorst** (1904), la substance médullaire à un centre germinatif. Ici, comme dans le thymus, les multiplications cellulaires se font surtout dans la corticale et la substance centrale claire n'a absolument rien de commun avec un centre germinatif; ce sont des formations différentes.

Entre les lymphocytes de la substance médullaire, on aperçoit, de place en place, des noyaux plus clairs et plus volumineux qui sont inclus dans un corps protoplasmique étoilé et fusiforme. Mais aucune méthode n'y montre de fibres conjonctives ou de vaisseaux. Nous n'insistons pas ici sur cette structure parce que l'étude de l'involution et de l'histogenèse nous permet-



Fig. VI. — *Poulet de 2 mois.* — Bourse de Fabricius. Injection vasculaire. Coupe tangentielle [des plis ayant sectionné transversalement les follicules. Le réseau sanguin se trouve à la partie profonde de la substance corticale et ne pénètre pas dans la médullaire. — Grossissement de 60/1.

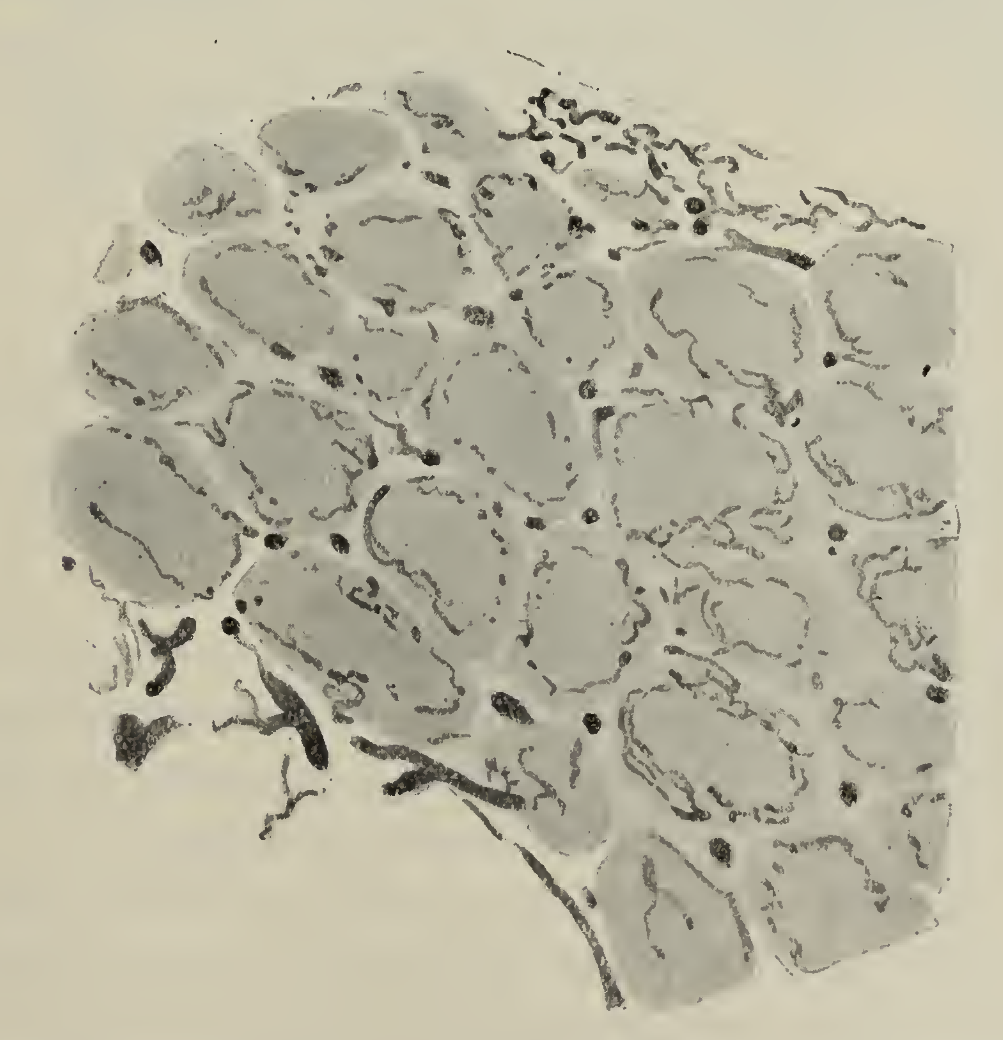


Fig. VII. — *Canard âgé de 15 jours.* — Bourse de Fabricius. Injection vasculaire. Coupe tangentielle d'un pli lymphoïde sectionnant les follicules exactement en travers de leur axe principal. On constate avec la plus grande netteté que le réseau vasculaire ne pénètre pas la substance médullaire. Sur les bords de la figure, trois ou quatre follicules semblent faire exception : il s'agit simplement de follicules dont la substance corticale a été seule intéressée par la section. — Grossissement de 55/1.

tra d'en prendre une connaissance beaucoup plus complète.

La substance corticale, séparée de l'épithélium superficiel et de la substance médullaire par une basale, se continue au contraire insensiblement avec le tissu conjonctif qui sépare les follicules. Elle est aussi formée de lymphocytes, mais plus serrés, d'où la raison de son aspect plus foncé sur les coupes colorées. Sa charpente conjonctive se continue insensiblement avec celle

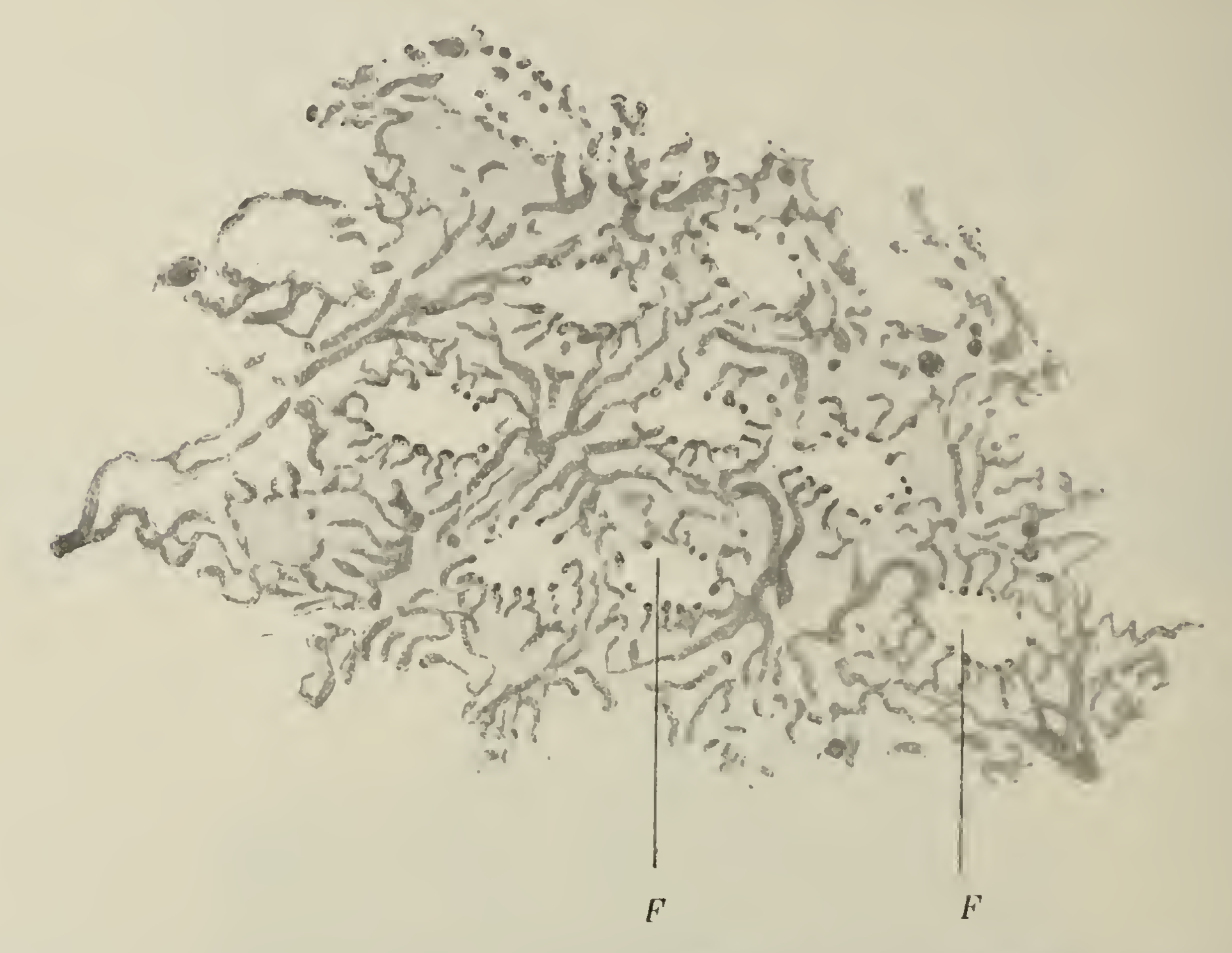


Fig. VIII. — *Canard de 15 jours.* — Bourse de Fabricius. Injection vasculaire. Coupe tangentielle d'un bourrelet, montrant les follicules *FF* coupés en travers de leur grand axe, et au voisinage de leur insertion au revêtement épithélial. On voit nettement que les vaisseaux arrivent au contact de la substance médullaire, mais ne la pénètrent pas. — Grossissement de 65/1.

des septa qui séparent les follicules; elle contient un riche réseau vasculaire, qui apparaît déjà sur les coupes de fragments traités par les méthodes ordinaires, mais dont on ne prendra une bonne idée que par des injections vasculaires.

Une injection de gélatine au bleu de Prusse ayant été poussée dans l'aorte abdominale ou dans le bulbe aortique, et la gélatine ayant été coagulée par immersion de toute la pièce dans l'eau froide, on détache la bourse de Fabricius, on la fixe dans le formol à 10 p. 100 et on l'inclut à la celloïdine. On pratique des coupes transversales et sagittales dont on peut

colorer les noyaux par le carmin ou l'hématéine avant de les éclaircir et de les monter dans le baume. Les coupes transversales de l'organe, chez le Poulet et le Canard, sectionnent beaucoup de follicules suivant leur grand axe. Les coupes sagittales parallèles à la surface des grands plis, sectionnent des follicules transversalement et donnent des aspects très démonstratifs.

Les artères abordent surtout la bourse de Fabricius par son sommet; il faut retenir cette disposition qui nous expliquera un des aspects de la bourse involuée. L'artère principale provient de la sacrée moyenne, ou vient directement de la partie inférieure de l'aorte abdominale dont elle se détache dans ce cas au-dessus de la sacrée moyenne. Les hypogastriques peuvent aussi fournir à la bourse des artères secondaires. Les branches artérielles, après avoir pénétré sous la tunique musculaire, arrivent à la base des plis, se ramifient dans le tissu conjonctif de chaque pli et leurs branches atteignent chaque follicule par son pôle libre. Chaque follicule reçoit ainsi un ou plusieurs rameaux artériels; ces rameaux pénètrent dans la substance corticale et vont y former un réseau capillaire situé toujours, au moins chez les espèces examinées, dans la partie profonde de la substance corticale, au voisinage de la basale, enveloppant comme un panier la substance médullaire dans laquelle il ne pénètre pas. Vers la base d'implantation du follicule, ce réseau se jette dans de grosses veines qui occupent toute la hauteur des septa conjonctifs séparant les follicules. Par une mise au point attentive, il est facile de se rendre compte que le réseau qui enveloppe la substance médullaire ne lui envoie jamais aucune



Fig. IX. — *Canard âgé de 15 jours.* — Bourse de Fabricius. Injection vasculaire. Follicule sectionné suivant son grand axe. A gauche, en bas, on aperçoit une artériole qui monte dans la substance corticale et y forme un réseau capillaire qui embrasse la substance médullaire comme une corbeille sans la pénétrer. En haut, sous l'épithélium, ce réseau se jette dans des veines qui descendent dans les espaces interfolliculaires ; ces veines s'abouchent dans des veines plus grosses occupant l'axe des plis lymphoïdes. — Grossissement de 100/1.

branche. Mais on en a une véritable démonstration sur les coupes exactement transversales des follicules; il ne s'agit pas là d'un manque de pénétration de la masse à injection, car on ne voit jamais de capillaires se diriger vers la substance médullaire et s'arrêter brusquement comme dans les cas de pénétration insuffisante. Les branches capillaires qui arrivent au contact de la substance médullaire s'inclinent et rebroussent chemin; cet aspect est particulièrement net si la coupe a intéressé transversalement le follicule dans le voisinage de son insertion à l'épithélium superficiel. La substance médullaire ne contient donc aucun vaisseau; c'est là, comme nous le verrons plus loin, un fait important pour expliquer la structure des follicules. **Retterer** (1885) a soutenu contre **Stieda** (1880) que le réseau vasculaire de la substance corticale donne des capillaires plus fins qui pénètrent dans la substance médullaire pour y former un réseau à mailles plus larges. Malgré les constatations négatives de **Wenckebach** et de **Schumacher**, **Retterer et Lelièvre** (1913) soutiennent encore qu'il existe des vaisseaux dans la substance médullaire. Mais comme nous venons de le voir, l'examen des follicules bien injectés, sur des coupes exactement orientées, ne laisse aucun doute à cet égard : aucun capillaire ne pénètre dans la substance médullaire [1].

Par des injections de gélatine au nitrate d'argent, **Retterer** (1885) a réussi à imprégner un réseau lymphatique entre les follicules. Il n'a jamais vu de lymphatique pénétrer dans la substance des follicules; c'est ce que j'ai constaté aussi [2].

Histologie comparée.

La disposition des plis de la muqueuse de la cavité glandulaire, et les rapports des follicules avec la muqueuse, varient suivant les espèces. Dans notre description, nous avons déjà

1. Dans ses récentes notes. **Retterer** (**Retterer et Lelièvre**, 1913) accorde à l'épithélium la faculté de fabriquer *in situ* des vaisseaux. Il attribue, bien à tort, une opinion analogue à **Schumacher**.

2. Par contre, dit-il, sur la plupart des préparations, j'ai vu à la périphérie de chaque follicule clos une véritable ampoule, constituée par une couche unique de cellules épithéliales, entourer la substance folliculaire. Je me demande, si sur ce dernier point, **Retterer** n'a pas fait de confusion avec

cité deux dispositions principales, qui sont les plus fréquentes : tantôt, comme c'est le cas chez les Gallinacés, par exemple, la muqueuse présente des plis saillants et les follicules sont complètement encastrés dans l'épaisseur de ces plis ; tantôt, comme chez les Colombidés, ce sont des plissements irréguliers, de profondes anfractuosités ramifiées au fond desquelles se trouvent les follicules, précédés ainsi chacun d'un diverticule épithélial. Une disposition un peu intermédiaire à ces deux

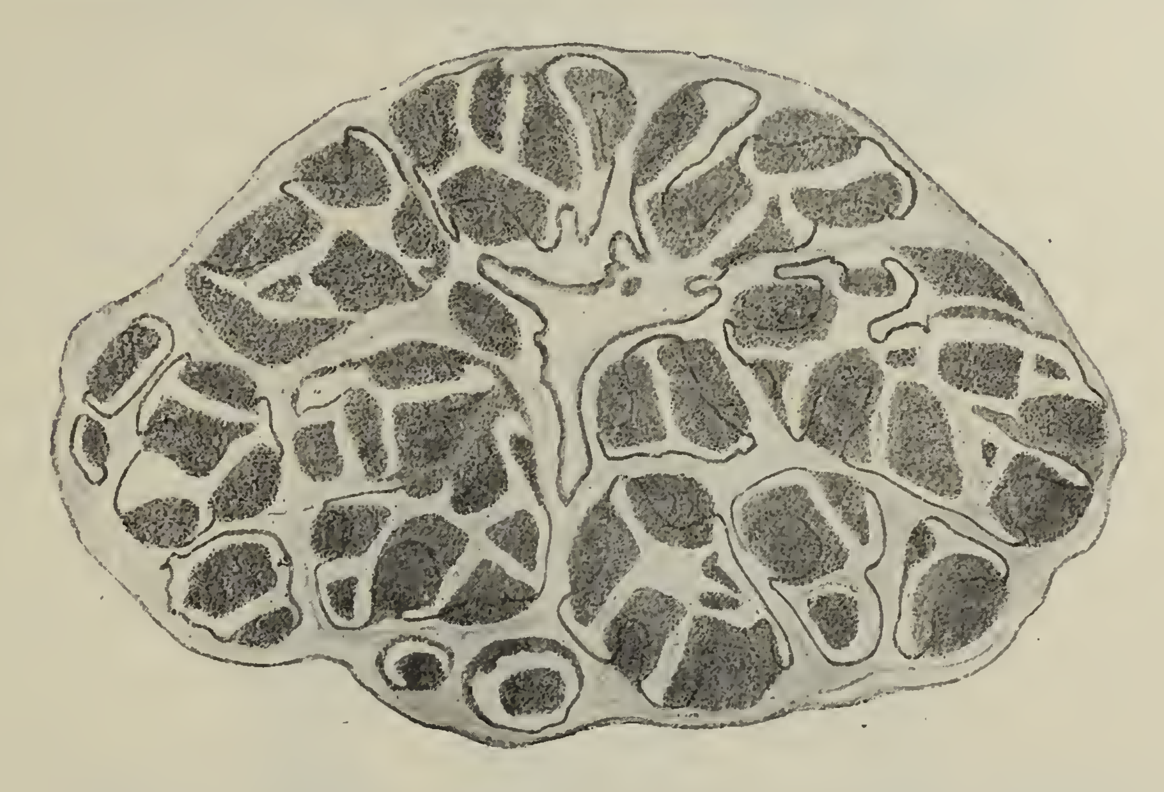


Fig. X. — *Engoulevent.* — Coupe transversale de la bourse de Fabricius montrant la disposition éversée des follicules.

types principaux se voit chez les Anatidés et les Corvidés. Mais dans tous ces cas, les follicules sont toujours encastrés dans la muqueuse, la substance médullaire formant un bourgeon enveloppé par la substance corticale. C'est la disposition qu'on voit le plus souvent.

Il est au contraire des espèces chez lesquelles le follicule, au lieu d'être plongé complètement dans l'épaisseur de la muqueuse, fait une saillie ; la substance corticale devient un bourgeon enveloppé par la substance médullaire. C'est là une simple variante ; la structure n'est pas modifiée. Cette disposition éversée, évaginée des follicules a déjà été vue par **Alesi** (1875)

l'antre du follicule, chez le Pigeon, qui, par suite de la manière dont il est sectionné apparaît si souvent comme une ampoule épithéliale absolument fermée.

chez le Nandou et bien décrite par **Wenckebach** (1888) chez



Fig. XI. — *Coucou.* — Coupe transversale de la bourse de Fabricius montrant la disposition éversée des follicules.



Fig. XII. — *Jeune Épervier récemment éclos.* — Coupe sagittale médiane du cloaque et de la bourse. Ici, exceptionnellement, l'intestin est nettement distinct de l'étage supérieur du cloaque. — Grossissement de 6/1.

le Nandou et chez plusieurs espèces de Rapaces. **Wenckebach** en a très bien compris la signification. **Schumacher** (1903) la

signale aussi chez le Coucou, et **Retterer** (1913) chez plusieurs Rapaces. Jusqu'ici, cette disposition semble être constante chez les Rapaces diurnes et nocturnes, comme j'ai pu m'en assurer[1]; mais elle ne leur est pas particulière puisqu'on la trouve aussi chez les Coureurs (Nandou, Autruche africaine), chez les Grimpeurs (Coucou). Elle existe aussi chez les Passereaux fissirostres : je l'ai observée chez l'Engoulevent. J'ai réuni dans le tableau suivant toutes les espèces chez lesquelles la bourse a été examinée au microscope et la disposition des follicules vérifiée ; le nom de l'auteur a été accolé aux espèces que je n'ai pu examiner. On voit que ces espèces étudiées sont très peu nombreuses. Il est probable qu'en étendant le champ des observations, on rencontrerait la disposition éversée dans d'autres groupes.

Follicules invaginés.

PALMIPÈDES	*Alcidæ*	*Alca torva* L. (Retterer). *Uria troile* Lath. (Retterer).
	Lamellirostres	*Anas boschas* L. Canard coureur indien. *Cairina moschata* L. *Anser cinereus* Meyer. *Cygnus olor* L. *Cygnus atratus* L. (Wenckebach). *Anas tadorna* L. (Wenckebach). *Anas nigra* L. (Wenckebach). *Fuligula rufina* Br. (Wenckebach).
	Laridæ	*Larus argentatus* L. (Wenckebach). *Sterna cantiaca* L. (Wenckebach).
	Steganopodes	*Phalocrocorax carbo* Leach (Retterer).
ECHASSIERS	*Charadridæ*	*Vanellus cristatus* M. et W. (Wenckebach).
	Scolopacidæ	*Totanus calidris* Bechst (Wenckebach).
GALLINACÉS	*Penelopidæ*	*Meleagris gallopavo* L.
	Phasianidæ	*Gallus domesticus* L. *Phasianus colchicus* L. *Pavo cristatus* L. *Numida meleagris* L.
	Tetraonidæ	*Perdix perdix* L.
COLOMBINS	*Columbidæ*	*Columba domestica* L.

1. **Schumacher**, qui signale la disposition éversée chez *Otus brachyotus*, dit que chez *Buteus vulgaris*, il n'a pas retrouvé la disposition éversée décrite par **Wenckebach** dans cette espèce, mais des follicules invaginés du type habituel. Je ne m'explique pas cette constatation de **Schumacher**. J'ai examiné plusieurs Buses, et j'ai trouvé, chaque fois, la disposition éversée la plus typique.

Grimpeurs		*Picidæ*	*Picus major* L. (Wenckebach).
		Psittacidæ	*Platycercus eximius* Shaw. (Wenckebach).
Passereaux.	Dentirostres	*Corvidæ*	*Corvus corone* L.
			Corvus monedula spermologus V.
			Garrulus glandarius L.
			Pica pica L.
		Sturnidæ	*Sturnus vulgaris* L. (Wenckebach).
		Turdidæ	*Luscinia luscinia* L. (Wenckebach).
	Conirostres	*Alaudidæ*	*Alauda arvensis* L. (Wenckebach).
		Fringillidæ	*Fringilla cœlebs* L. (Wenckebach).
			Passer domesticus L.
			Serin canari.
		Ploceidæ	*Sporalginthus melpodus* Vieill.

Follicules évaginés.

Grimpeurs	*Cuculus canorus* L.
Passereaux	*Caprimulgus europæus* L.
Rapaces	*Buteo vulgaris* L.
	Accipiter nisus L.
	Pandion haliaetos Cuv. (Retterer).
	Astur palumbarius L. (Wenckebach).
	Strix flammea L.
	Otus otus (L).
	Otus brachyotus Boie (Schumacher).
Coureurs	*Rhea americana* Lam.
	Struthio camelus L.

La structure du follicule éversé est tout à fait comparable à celle que nous avons décrite. La médullaire se continue avec l'épithélium de revêtement dont elle n'est pour ainsi dire qu'un épaississement; contre elle, profondément, s'appuie la substance corticale, substance lymphoïde mésodermique dont la sépare une basale. Dans la substance médullaire, on observe une couche épithéliale bordante appliquée sur la basale; les cellules épithéliales superficielles forment aussi une couche régulière qui enveloppe toute la portion saillante du follicule et qui correspond au sommet libre des follicules invaginés; dans cette couche limitante externe, superficielle, les cellules sont aplaties: elles sont reliées par places à la couche bordante, profonde, par de minces filaments qui sont des prolongements cellulaires appartenant à la charpente épithéliale; entre elles sont des cellules lymphoïdes.

Ici encore, contrairement à l'affirmation de **Retterer**, vais-

seaux et tissu conjonctif n'existent que dans la substance corti-



Fig. XIII. — *Jeune Épervier.* — Coupe de la bourse montrant les follicules éversés sectionnés dans différents sens. A gauche, cavité glandulaire; à droite, capsule de l'organe. — Grossissement de 25/1.



Fig. XIV. — *Jeune Épervier.* — Bourse de Fabricius. Type de follicule éversé. Remarquer la zone bordante qui marque la limite entre la substance médullaire (superficielle) et la substance corticale (profonde). Remarquer aussi la zone épithéliale limitante externe. — Grossissement de 160/1.

cale. J'ai pu obtenir de bonnes injections vasculaires des follicules évaginés du Hibou; on voit, avec la plus grande netteté,

que le réseau capillaire, très riche dans la substance corticale, et formant une trame plus serrée sous la basale, enveloppe aussi toute la substance corticale, mais n'envoie jamais aucune branche dans la substance médullaire. Le fait est constant, sans exception, et montre bien la différence de nature des deux parties du follicule.

Les rapports de la substance médullaire et de la substance

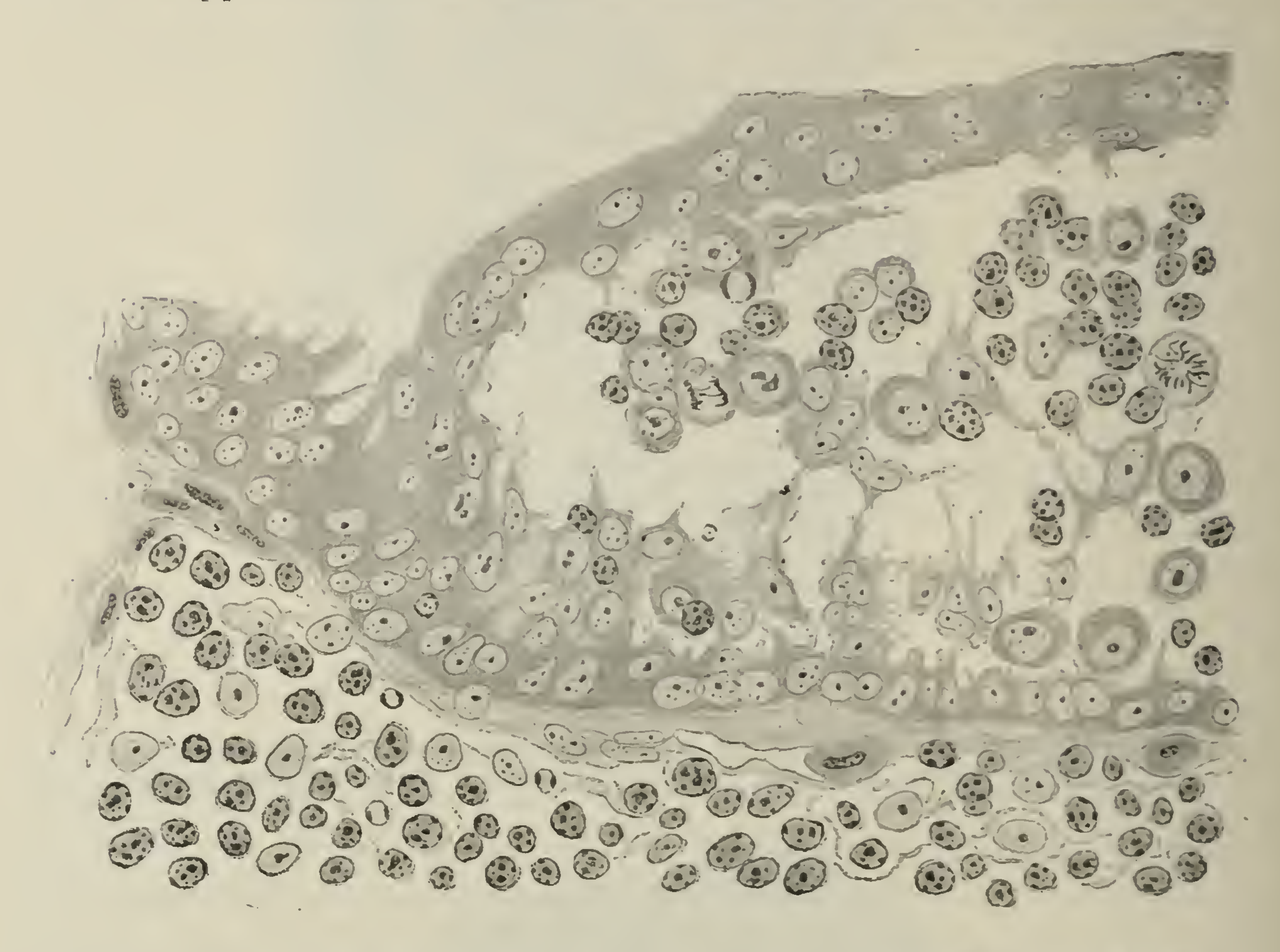


Fig. XV. — *Jeune Épervier*. — Bourse de Fabricius. Bord d'un follicule montrant le détail de la structure de la substance médullaire. La zone limitante et la couche bordante se continuent, à gauche, avec l'épithélium de revêtement; elles sont reliées l'une à l'autre par un réticulum épithélial qui sert de charpente aux cellules lymphoïdes. Au-dessous, partie superficielle de la substance corticale. Remarquer le réseau vasculaire situé entre les deux substances. — Grossissement de 800/1.

corticale sont variables. Le follicule est quelquefois très aplati, peu saillant; les deux substances sont alors accolées simplement, non enveloppées l'une par l'autre. Plus souvent, le follicule est bombé, lenticulaire; la substance médullaire enveloppe nettement la subtance corticale. Parfois enfin, le follicule est complètement saillant : il n'est plus relié à la muqueuse que par un pédicule, seul point où la substance corticale n'est pas enveloppée par la médullaire. Ces trois aspects peuvent se voir

l'un à côté de l'autre chez le même animal comme la Figure XX le montre chez la Buse.

On trouve quelquefois même, chez les Rapaces, par exception,

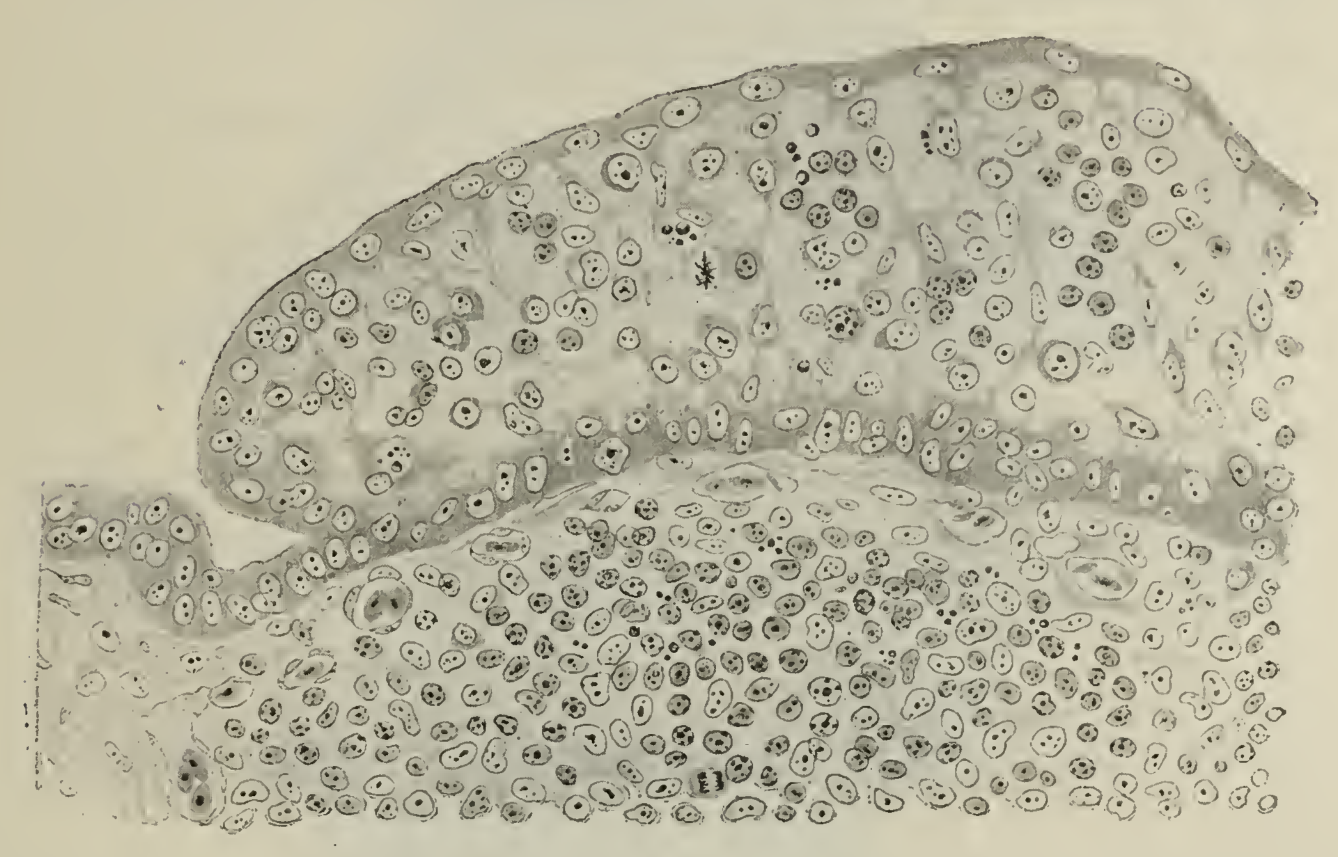


Fig. XVI. — *Chouette effraie.* — Bourse de Fabricius. Coupe passant par un follicule dont on ne voit qu'une portion. Remarquer la zone limitante épithéliale superficielle, la substance médullaire avec son réticulum cellulaire et ses lymphocytes, la zone bordante se continuant à gauche avec l'épithélium cavitaire. Au-dessous de la zone bordante, la substance corticale, purement lymphoïde. Dans celle-ci, juste au contact de la zone bordante, mais ne pénétrant pas la substance médullaire, un réseau vasculaire qui, bien que non injecté, est extrêmement visible. C'est un type de follicule éversé. — Grossissement de 450/1.

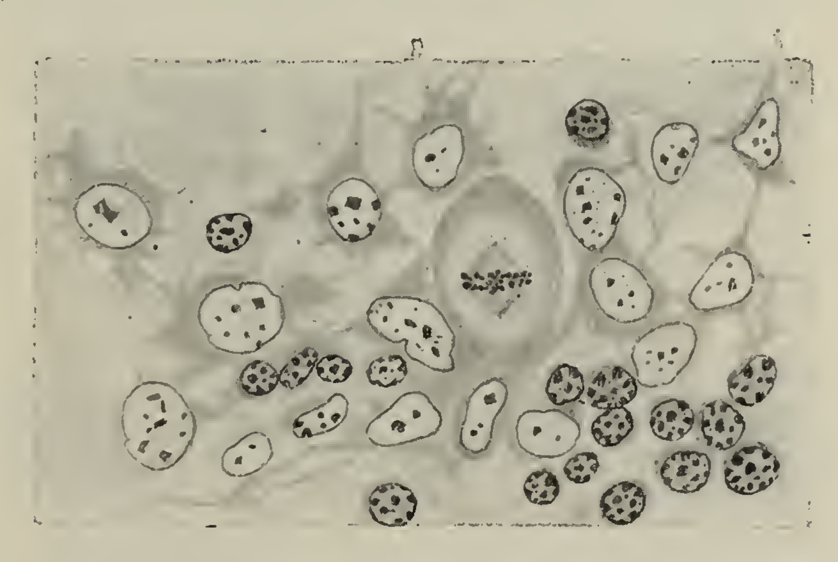


Fig. XVII. — *Buse commune.* — Bourse de Fabricius. Substance médullaire d'un follicule au voisinage de la couche basale. Mitose appartenant à une cellule du réticulum épithélial. — Grossissement de 1000/1.

un aspect un peu intermédiaire au follicule invaginé et au follicule évaginé : la substance médullaire est déprimée légèrement en une cupule qui s'emboîte dans la substance corticale, elle aussi légèrement déprimée.

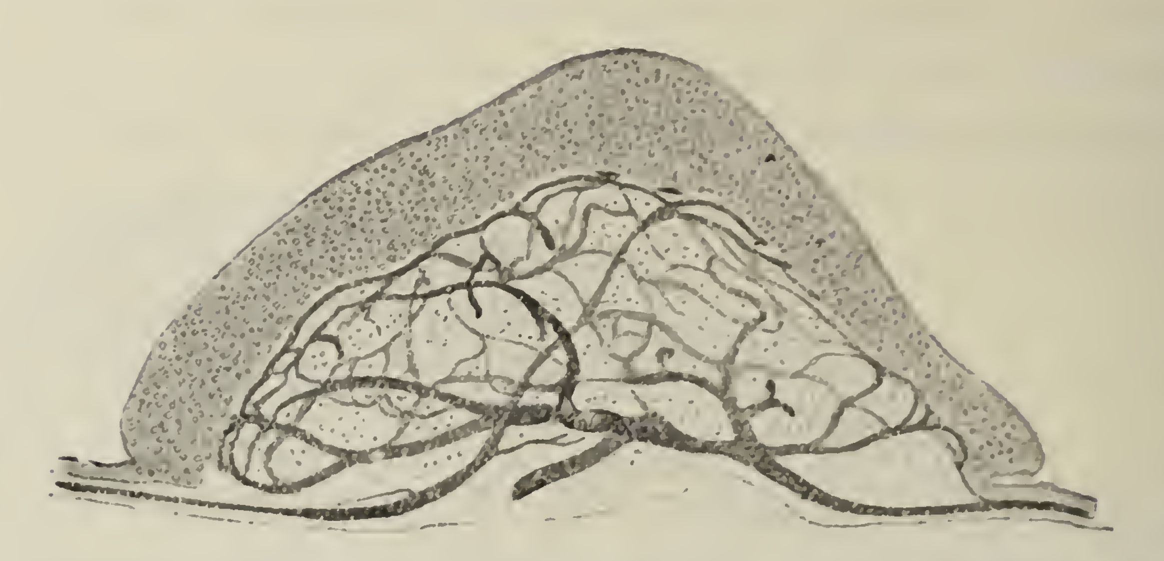


Fig. XVIII. — *Hibou commun.* — Bourse de Fabricius. Injection vasculaire. Coupe très épaisse, passant par un follicule. Le réseau vasculaire occupe la substance corticale et ne pénètre pas dans la substance médullaire qui est ici extérieure, par suite de la disposition éversée du follicule. A gauche, une artère monte jusqu'à la limite externe de la substance corticale, y forme un réseau dont le sang est repris par des veines. — Grossissement de 65/1.



Fig. XIX. — *Nandou.* — Bourse de Fabricius. Coupe passant par l'axe d'un petit follicule. Disposition éversée. La substance médullaire (lympho-épithéliale) enveloppe la substance corticale (purement lymphoïde). Comme dans le thymus en plaque des Téléostéens, la zone limitante épithéliale superficielle est bien marquée, tandis que la zone bordante proprement dite (au contact de la corticale) n'existe pas ou est peu formée. — Grossissement de 500/1.

Chez les Coureurs (Autruche, Nandou), la disposition éversée du follicule tend à s'exagérer, et presque tous les follicules forment des saillies globuleuses plus ou moins péduculisées. La substance corticale est enveloppée complètement par la substance médullaire qui forme une sorte de coque se continuant avec l'épithélium de la cavité. A la surface du follicule, l'épithélium, fort visible, forme une couche limitante très nette, souvent plus épaisse que chez les Rapaces. Dans la profondeur, au contraire, on ne trouve pas la zone bordante épithéliale que l'on voit si nettement chez la plupart des Rapaces et que nous



Fig. XX. — *Buse commune.* — Bourse d Fabricius. Trois types de follicules éversés montrant, à des degrés divers, l'enveloppement de la substance corticale par la substance médullaire. En bas à gauche, les deux substances sont simplement superposées. A droite, la substance médullaire enveloppe légèrement la substance corticale; c'est la disposition la plus habituelle chez les Rapaces. En haut à gauche, l'enveloppement est complet. — Grossissement de 35/1.

avons figurée chez l'Épervier. La charpente épithéliale reste réticulée. Il en résulte que les limites entre le revêtement médullaire et la substance corticale sont souvent assez difficiles à distinguer. Il n'y a cependant pas de confusion des deux substances, comme on peut s'en assurer en examinant de petits follicules coupés exactement suivant leur axe ou coupés transversalement.

V. — DÉVELOPPEMENT

Chez l'embryon des Oiseaux, au niveau de la cavité cloacale, dans la région postérieure de la ligne primitive, la paroi du corps subit, de bonne heure, un épaississement médian : c'est

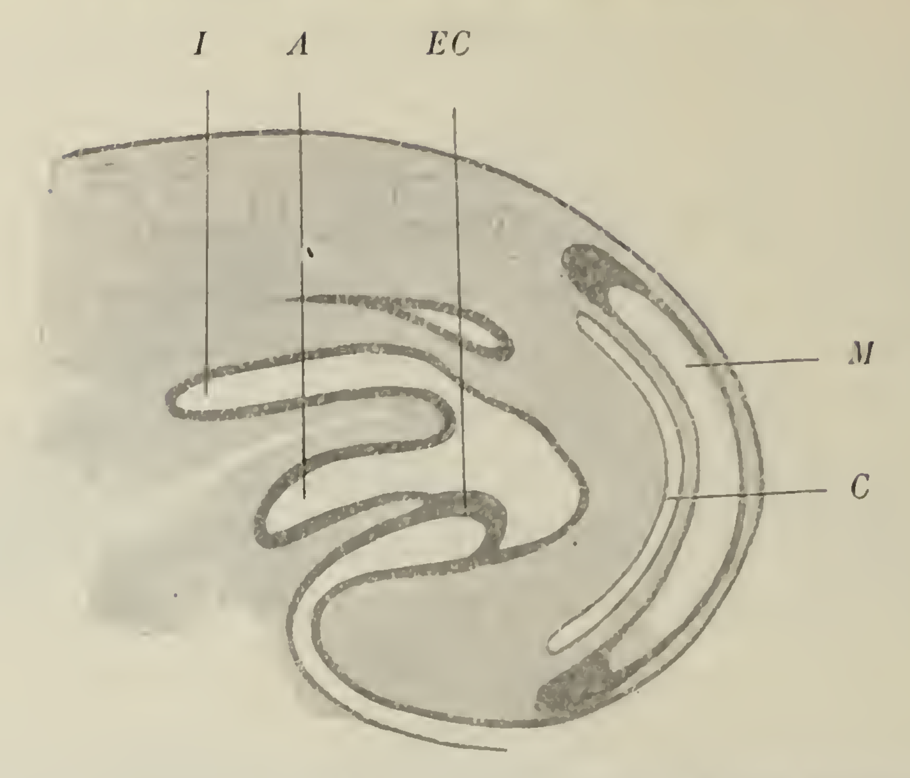


Fig. XXI. — *Embryon de Poulet de la fin du 4e jour.* — Coupe sagittale médiane. *I*, intestin *A*, allantoïde; *EC*, éminence cloacale (membrane anale); *M*, moelle épinière; *C*, corde dorsale (d'après **Wenckebach**).

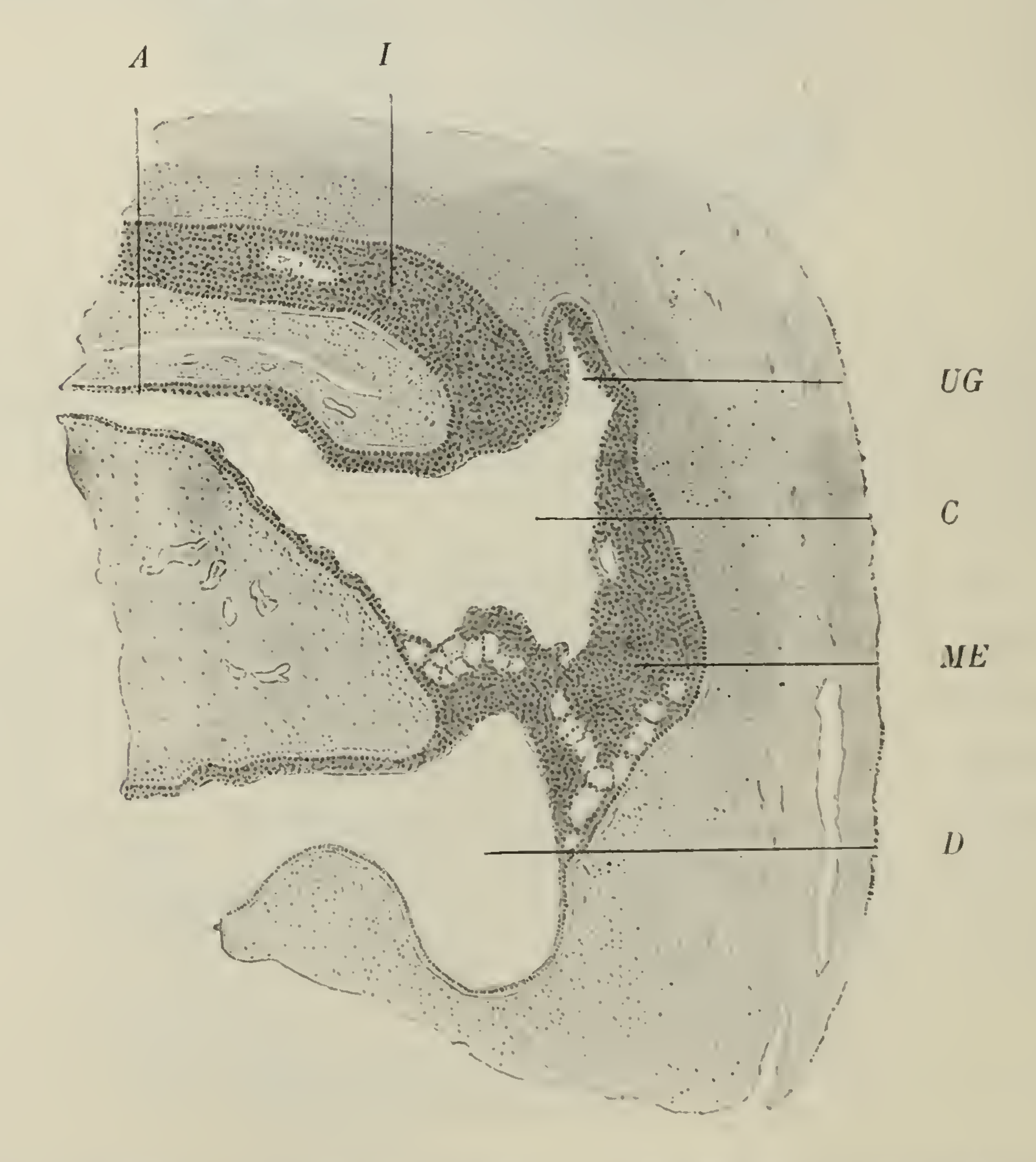


Fig. XXII. — *Embryon de Poulet du 5e jour.* — Coupe sagittale médiane passant par le cloaque. *C*, cloaque. *A*, prolongement allantoïdien. *I*, intestin. *UG*, abouchement du conduit uro-génital. *ME*, masse épithéliale comblant déjà une partie du cloaque et en continuité avec la membrane anale. Elle provient de la prolifération de l'épithélium endodermique et formera l'ébauche de la bourse. *D*, dépression sous-caudale. — Grossissement de 60/1.

l'*éminence cloacale* de **Gasser**. En ce point, l'endoderme et l'épiderme se soudent pour former une membrane purement épithéliale, *la membrane anale ou cloacale* qui ferme le cloaque en avant. On sait qu'elle existe aussi chez les Reptiles et chez les Mammifères ; elle peut acquérir une très grande épaisseur, d'où le nom de *bouchon cloacal* que lui a donné **Tourneux** (1888). L'épithélium endodermique qui tapisse la cavité du cloaque

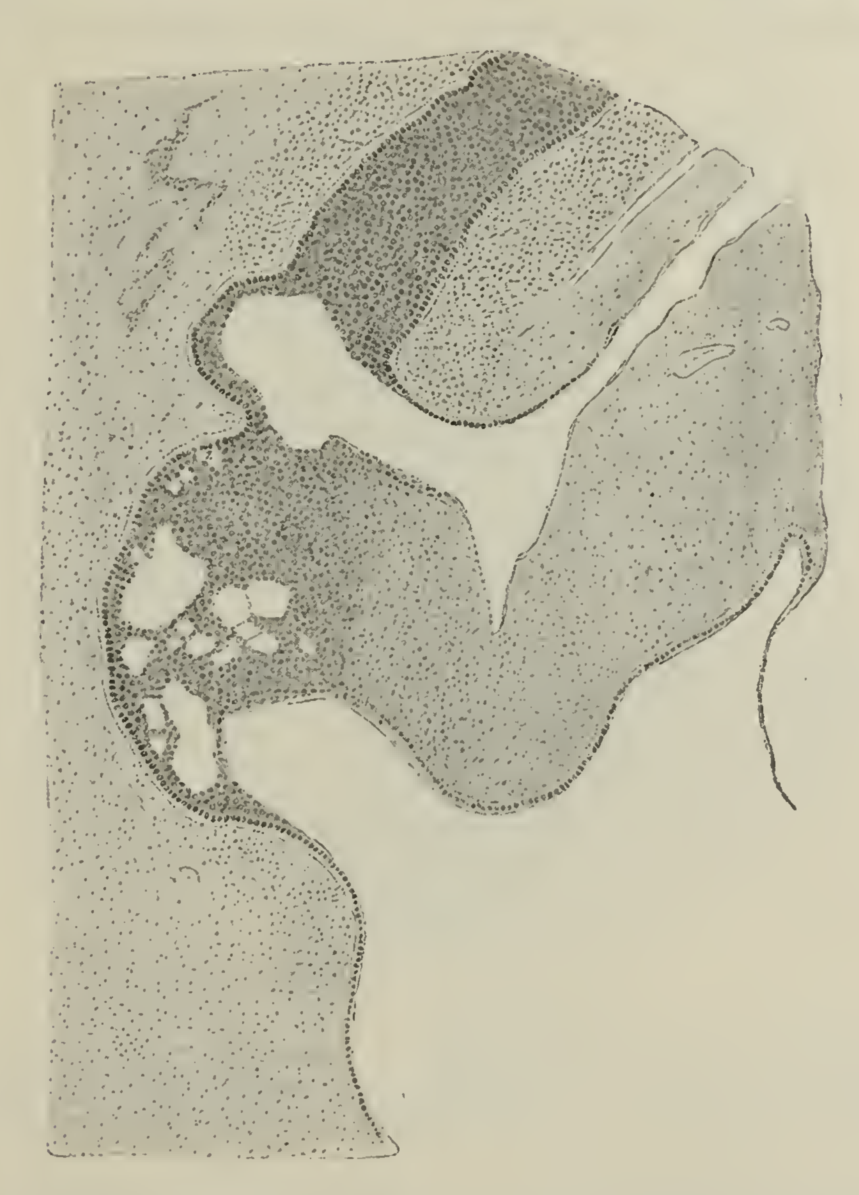


Fig. XXIII. — *Embryon de Poulet du 6e jour.* — Coupe sagittale médiane du cloaque montrant la première ébauche de la bourse se formant aux dépens de l'épithélium cloacal. — Grossissement de 60/1.

subit alors une prolifération considérable qui transforme presque toute cette cavité en une masse épithéliale pleine. C'est aux dépens de la partie postérieure de cette masse épithéliale que se forme la première ébauche de la bourse de Fabricius. Ce fait, qu'on voit déjà très bien sur les figures de **Bornhaupt** (1867) (Pl. III, fig. 13) et de **Gasser** (1880) a été exactement précisé par **Wenckebach** (1888) et confirmé par **Pomayer** (1902) chez le Canard, et par nous-même (1910) chez

le Canard, le Poulet et le Pigeon. La figure de **Bornhaupt**, bien qu'ancienne, ne laisse place à aucun doute, et son texte montre qu'il a parfaitement compris les faits. La bourse, dit-il (p. 35), se développe originellement aux dépens des éléments épithéliaux de l'intestin postérieur borgne. Au début, sa cavité n'est pas en communication avec celle du cloaque, comme le pensaient **Huschke** et **von Baer**; et p. 36 : « La fente anale, originellement, communique seulement avec la cavité de la bourse de



Fig. XXIV. — *Embryon de Poulet du 7e jour.* — Coupe sagittale médiane passant par le cloaque et montrant l'ébauche de la bourse. Celle-ci est déjà creuse et communique avec l'extérieur. Elle est séparée de l'étage moyen du cloaque par toute l'épaisseur de la lame cloacale. — Grossissement de 20/1.

Fabricius et elle est séparée du cloaque par une barrière épithéliale. » Malgré la netteté de cette description, **Retterer** (1885) a soutenu, dix-huit ans plus tard, que la bourse provenait d'une évagination ectodermique; cette erreur s'explique par l'absence de bonnes coupes sagittales et d'embryons sériés et déterminés. Les faits, comme nous allons voir, donnent absolument raison à **Bornhaupt** et à **Wenckebach**.

Chez les Vertébrés, comme on le sait, l'extrémité postérieure de l'intestin est un cul-de-sac borgne qui ne s'ouvre à l'extérieur qu'assez tardivement : l'anus est une formation secondaire.

Cette disposition se voit sur des coupes sagittales d'un embryon de Poulet du quatrième jour. Il existe une cavité cloacale dans laquelle débouche en avant l'intestin terminal et d'où part, à la face ventrale, le pédicule allantoïdien. A ce moment, en arrière de l'insertion du pédicule allantoïdien, la membrane anale est formée; elle marque la place du futur orifice cloacal. Elle fait

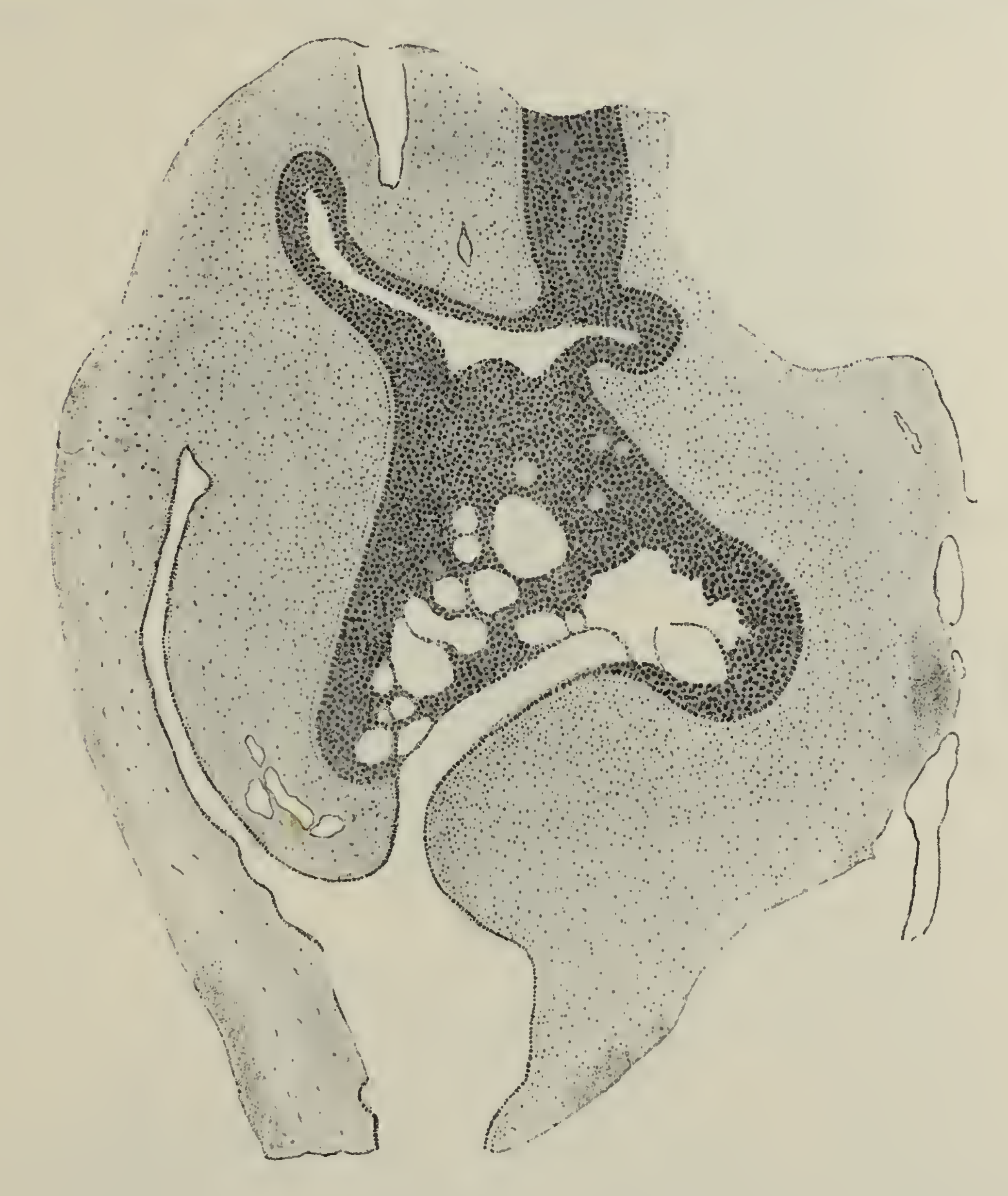


Fig. XXV. — *Embryon de Poulet du 7e jour.* — Coupe sagittale médiane. La cavité de la bourse est formée par la confluence des vacuoles et elle va communiquer avec l'extérieur. — Grossissement de 60/1.

dans le cloaque une légère saillie (l'éminence cloacale de Gasser). La cavité cloacale se prolonge en arrière de la membrane anale, vers la queue, formant un cul-de-sac peu proéminent qui représente *l'intestin post-anal.*

Au cinquième jour de l'incubation, l'épithélium du cloaque commence à proliférer, de sorte qu'une grande partie du cloaque se trouve bientôt comblée et forme, au sixième jour, une masse épithéliale compacte, bien limitée, à convexité tournée du côté

caudal et proéminant légèrement en arrière. Elle est aplatie et forme une mince crête située dans le plan médian et dirigée d'avant en arrière, de sorte que, sur les sections sagittales, on ne la retrouve que sur quelques coupes (*lame cloacale*). Sa partie postérieure fait déjà une légère saillie; c'est cette bosselure, constituée par un tissu épithélial d'origine endodermique qui va former la bourse. Dès le sixième jour, en effet, on y voit



Fig. XXVI. — *Embryon de Poulet du 8e jour.* — Coupe sagittale médiane passant par le cloaque. La cavité de la bourse est bien formée. Celle-ci a commencé à se relever. — Grossissement de 60/1.

apparaître des vacuoles qui se fusionnent en vacuoles plus grosses. Le septième jour, la masse épithéliale proémine nettement en arrière sous forme d'un bourgeon dans lequel le fusionnement des vacuoles forme des lacunes : c'est l'ébauche de la cavité glandulaire. A ce moment, la membrane cloacale occupe le fond et la partie antérieure d'une dépression profonde produite par le soulèvement du tubercule génital (invagination épiblastique de Wenckebach, proctodæum de Gadow, invagination ectodermique, sinus ectodermique, etc.). Dans le fond de la

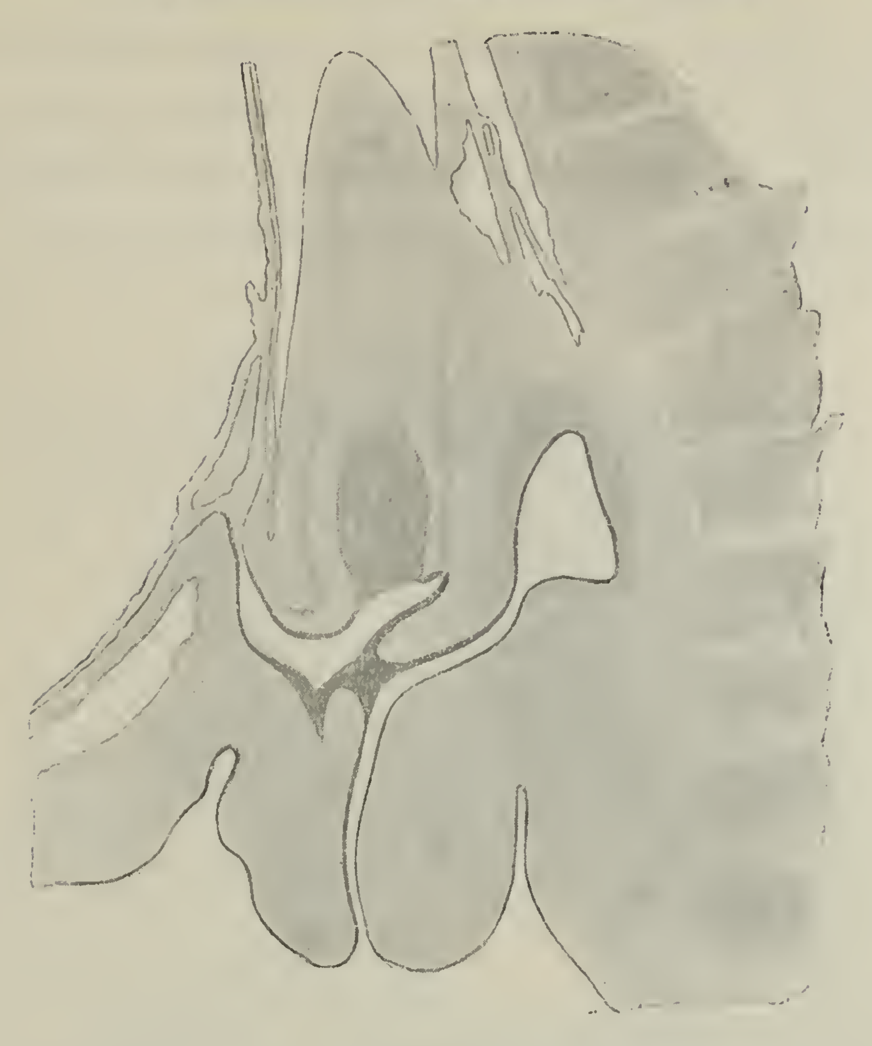


Fig. XXVII. — *Embryon de Poulet du 9e jour.* — Coupe sagittale médiane du cloaque. La bourse est maintenant relevée en arrière de l'intestin. Sa cavité, encore lisse, se continue directement avec le vestibule cloacal (invagination ectodermique) dont elle semble, à ce stade, être le prolongement. Elle est séparée de l'étage moyen du cloaque par toute l'épaisseur de la membrane cloacale. — Grossissement de 20/1.

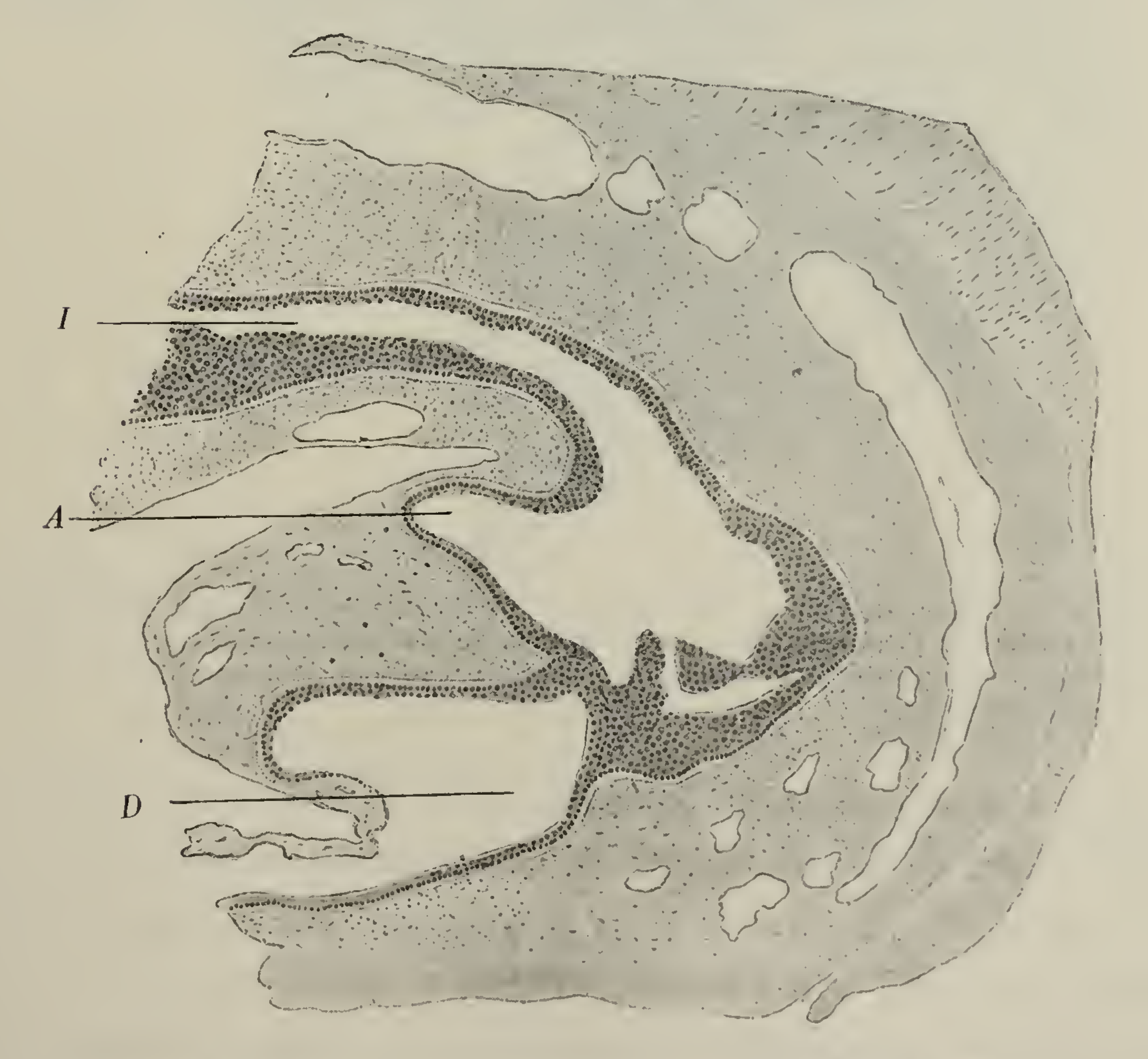


Fig. XXVIII. — *Embryon de Canard du 5e jour.* — Coupe sagittale médiane du cloaque. *I*, intestin ; *A*, prolongement allantoïdien ; *D*, dépression sous-caudale, au fond de laquelle on voit la membrane anale. — Grossissement de 60/1.

dépression, l'épithélium ectodermique reste limité par une ligne nette de l'épithélium endodermique auquel il est cependant étroitement accolé. Mais bientôt cette barrière épithéliale disparaît et la cavité de la bourse s'ouvre dans le sinus.



Fig. XXIX. — *Embryon de Canard du 7e jour.* — Coupe sagittale médiane. Ébauche de la bourse formée par l'extrémité caudale de la lame épithéliale cloacale. La cavité cloacale se continue, en arrière, avec l'intestin, en avant, avec le prolongement allantoïdien. — Grossissement de 60/1.

La communication de la cavité de la bourse avec l'extérieur se fait ainsi de bonne heure, le septième ou le huitième jour. A ce moment, la cavité de la bourse est exactement dans le prolongement du sinus ectodermique, et elle est encore séparée de la cavité cloacale par une épaisse barrière épithéliale. La

bourse elle-même forme un bourgeon arrondi, nettement saillant et dirigé en arrière. Au neuvième jour, l'organe a pris sa position définitive; il est piriforme, son sommet se dirige vers la colonne vertébrale et en haut; sa cavité est complètement formée, mais elle est lisse. C'est au dixième jour qu'on

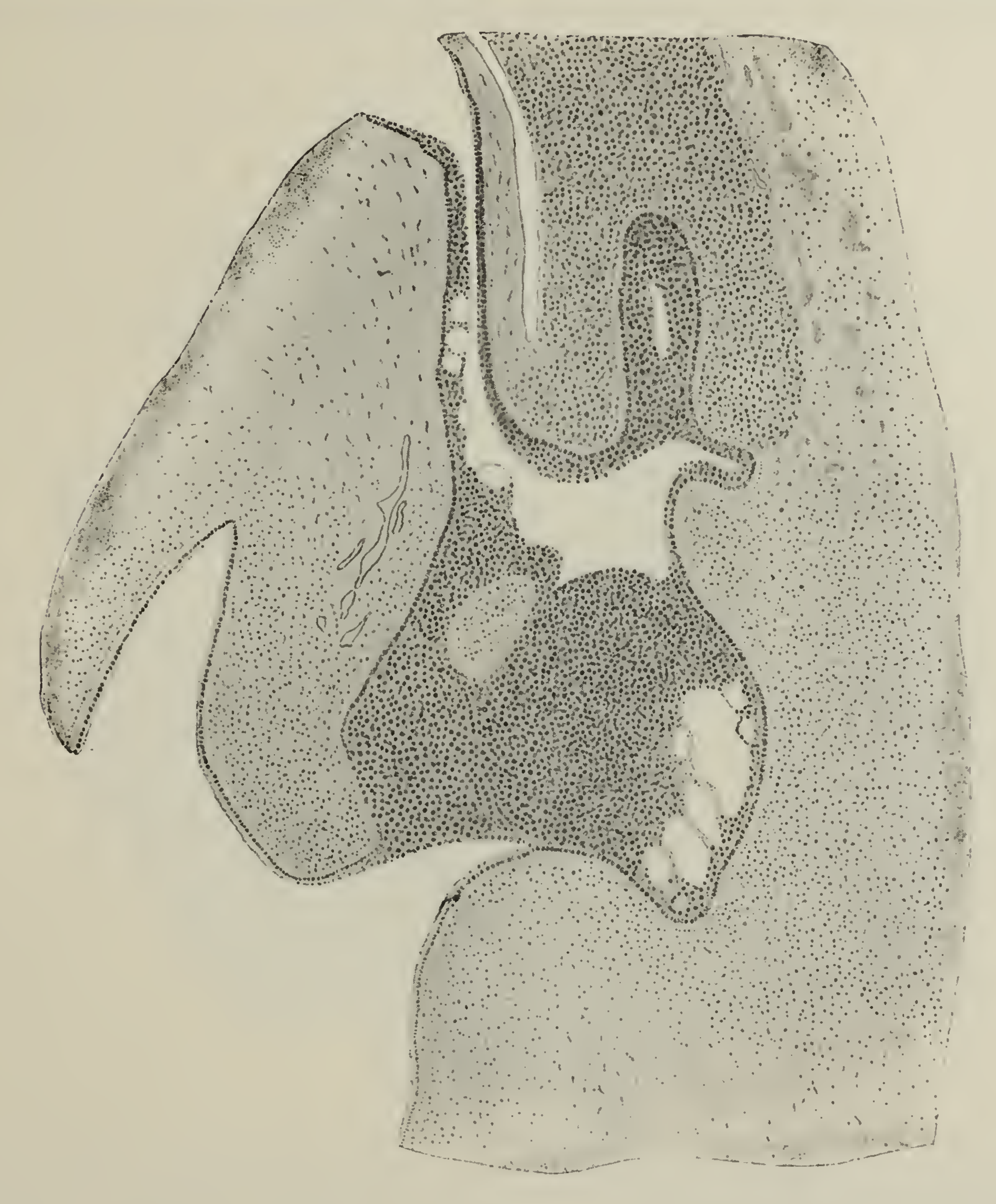


Fig. XXX. — *Embryon de Canard du 8e jour.* — Coupe sagittale médiane. Ébauche de la bourse, formée aux dépens de la partie postérieure de la lame cloacale. — Grossissement de 60/1.

commence à voir apparaître des plis longitudinaux qui font saillie dans la cavité de l'organe. Des plis secondaires se forment ensuite, du douzième au quatorzième jour. C'est alors qu'apparaissent les follicules.

Les faits sont les mêmes chez le Canard, mais ils se voient mieux encore, parce que, l'incubation durant plus de temps,

l'évolution de la bourse occupe une période plus étendue du développement. Au cinquième jour, la cavité cloacale est creuse, le stade est à peu près le même que chez le Poulet au quatrième jour. Elle communique en avant avec l'intestin, du côté ventral avec le pédicule allantoïdien; l'embryon est très replié sur lui-même, la portion caudale de la cavité cloacale forme une bosse-

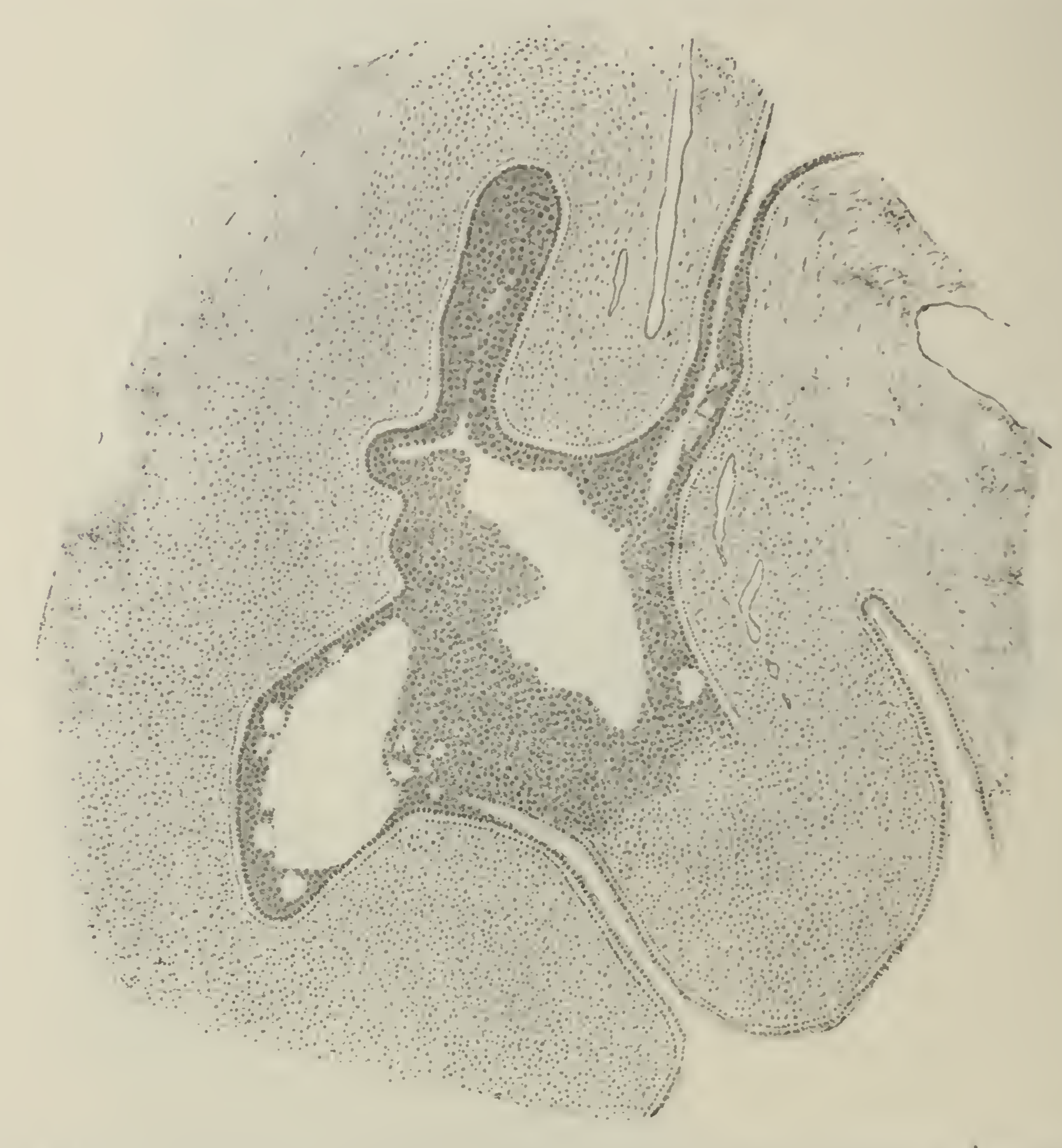


Fig. XXXI. — *Embryon de Canard du 11e jour.* — Coupe sagittale médiane. Ébauche de la bourse bien développée. Son sommet est encore dirigé vers l'extrémité caudale, mais, à partir de ce stade, l'organe subit un relèvement rapide et graduel. — Grossissement de 60/1.

lure très peu proéminente. Au sixième jour, la cavité commence alors à se combler par prolifération épithéliale. Au septième jour, cette masse épithéliale en forme de crête, ou lame médiane, commence à pousser, vers la partie postérieure du corps, une sorte de proéminence en forme de bosse, encore peu accusée au septième jour, mais qui est ordinairement nette le huitième jour. C'est l'ébauche de la bourse. Elle est dirigée vers l'extrémité caudale. A ce stade, la masse épithéliale qui

forme l'ébauche commence à se creuser de larges vacuoles dont la confluence forme la cavité de la bourse. Ces vacuoles semblent apparaître d'abord dans le protoplasme des cellules épithéliales; elles aboutissent à une liquéfaction cellulaire; leur confluence forme de grandes cavités. Ces phénomènes de

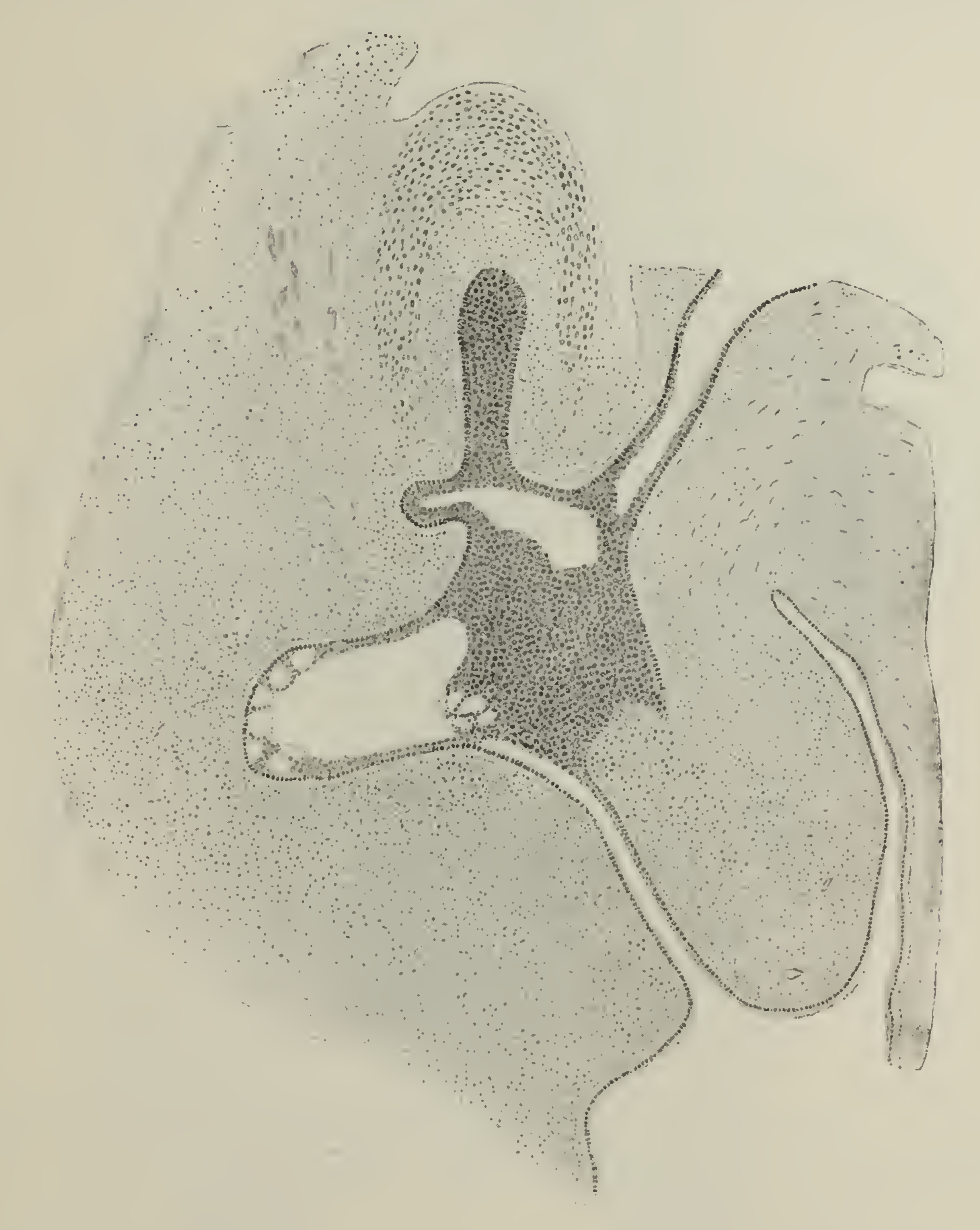


Fig. XXXII. — *Embryon de Canard du 11e jour.* — Coupe sagittale médiane passant par la membrane cloacale et par l'ébauche de la bourse. Début du changement d'orientation. — Grossissement de 60/1.

vacuolisation peuvent être comparés à ceux qu'on observe dans l'épiderme au cours de différents états pathologiques, dans la variole, dans les maladies précancéreuses (liquéfaction, colliquation), dans les épithéliomes (dégénérescence muqueuse).

La cavité de la bourse est bien formée au dixième jour, mais elle est encore isolée et ne communique ni avec la cavité cloa-

cale, ni avec l'extérieur. Au onzième jour, l'ébauche subit un changement d'orientation remarquable : son extrémité posté-

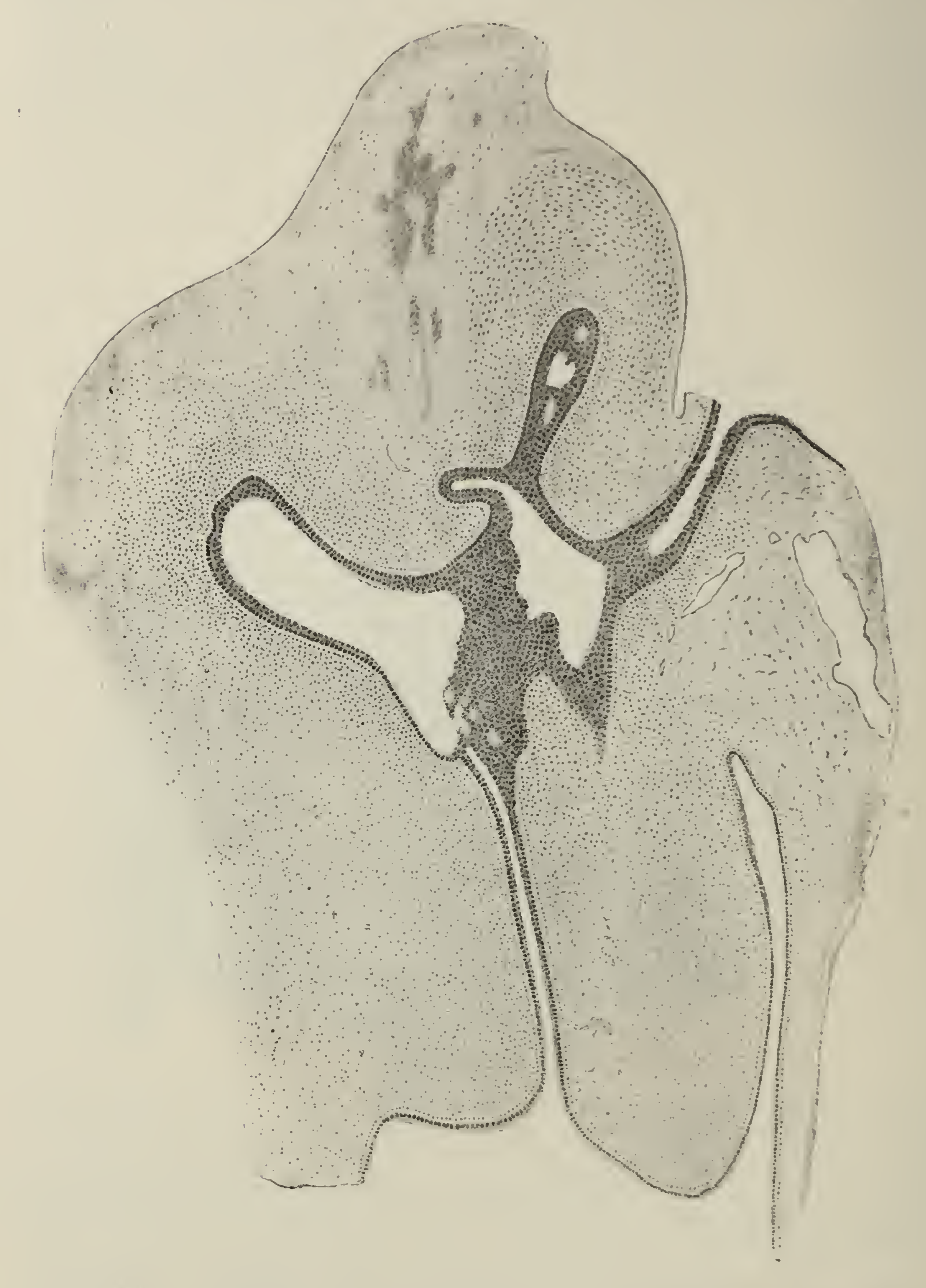


Fig. XXXIII. — *Embryon de Canard du 11e jour.* — Coupe sagittale médiane passant par le cloaque et la bourse de Fabricius. — Grossissement de 60/1.

rieure, nettement dirigée en arrière, se relève graduellement en se rapprochant de la colonne vertébrale, puis de l'intestin. A ce moment, la membrane cloacale occupe le fond et la paroi antérieure de l'invagination ectodermique. Cette dépression, qui au

septième et huitième jour était encore peu accusée, est maintenant très profonde; c'est que le tubercule génital s'est développé, de sorte que, sur les coupes sagittales, elle apparaît comme un étroit et long couloir.

Le mouvement de bascule que subit au onzième jour la bourse de Fabricius amène l'organe dans le prolongement



Fig. XXXIV. — *Embryon de Canard du 13e jour.* — Coupe sagittale médiane du cloaque et de la bourse. — Grossissement de 20/1.

exact du sinus ectodermique dont le sépare encore une barrière épithéliale. Ce n'est que le douzième ou le treizième jour que cette barrière se rompt et que la cavité de la bourse communique avec l'extérieur. A ce moment, une épaisse couche de cellules épithéliales sépare encore la cavité cloacale de la dépression ectodermique. Cette dernière est donc, à ce stade, en communication seulement avec la bourse de Fabricius qui semble être son prolongement. C'est ce qui explique que



Fig. XXXV. — *Embryon de Canard du 14e jour.* — Coupe sagittale passant par le cloaque et la bourse de Fabricius. — Grossissement de 15/1.

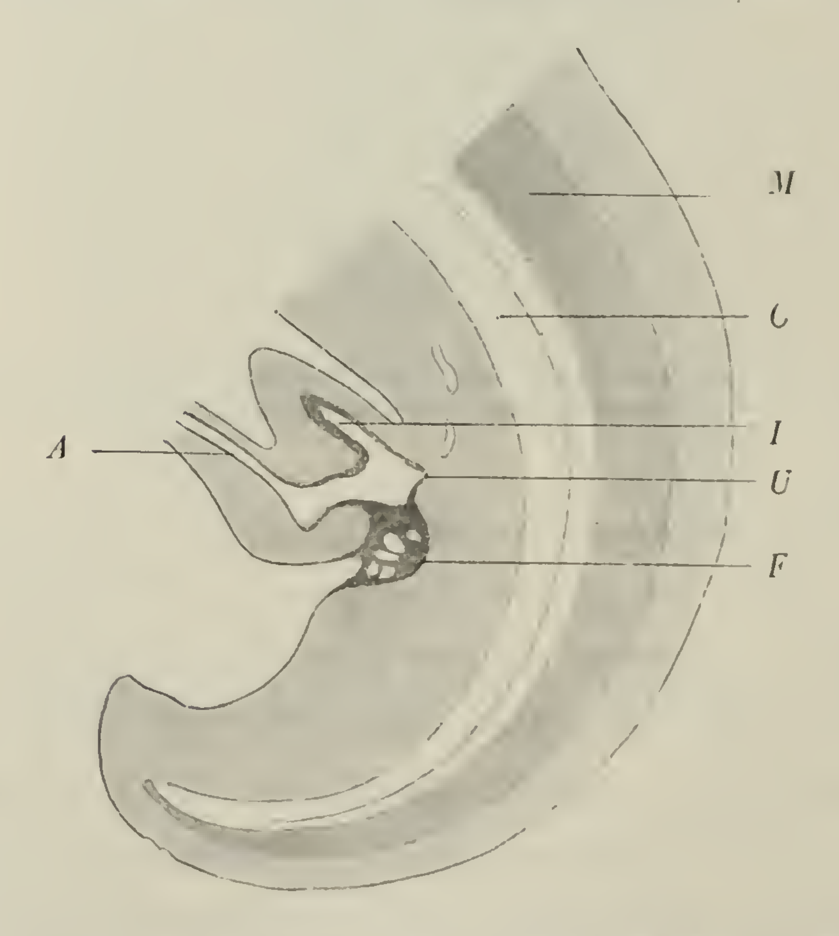


Fig. XXXVI. — *Embryon de Pigeon de 11 mm.* — Coupe sagittale médiane. Reconstruction dans un seul plan d'après plusieurs coupes successives. *M*, moelle épinière; *C*, corde dorsale; *I*, intestin; *U*, conduit uro-génital s'ouvrant dans le cloaque; *A*, prolongement allantoïdien; *F*, lame cloacale (membrane anale) dont la partie postérieure va former l'ébauche de la bourse.

certains auteurs, comme **Retterer** (1885), aient pu considérer la bourse comme formée aux dépens d'une invagination de l'ectoderme. C'est, en effet, la conclusion à laquelle on arriverait infailliblement si on ne considérait que des stades avancés. En réalité, comme le montre la description précédente et les

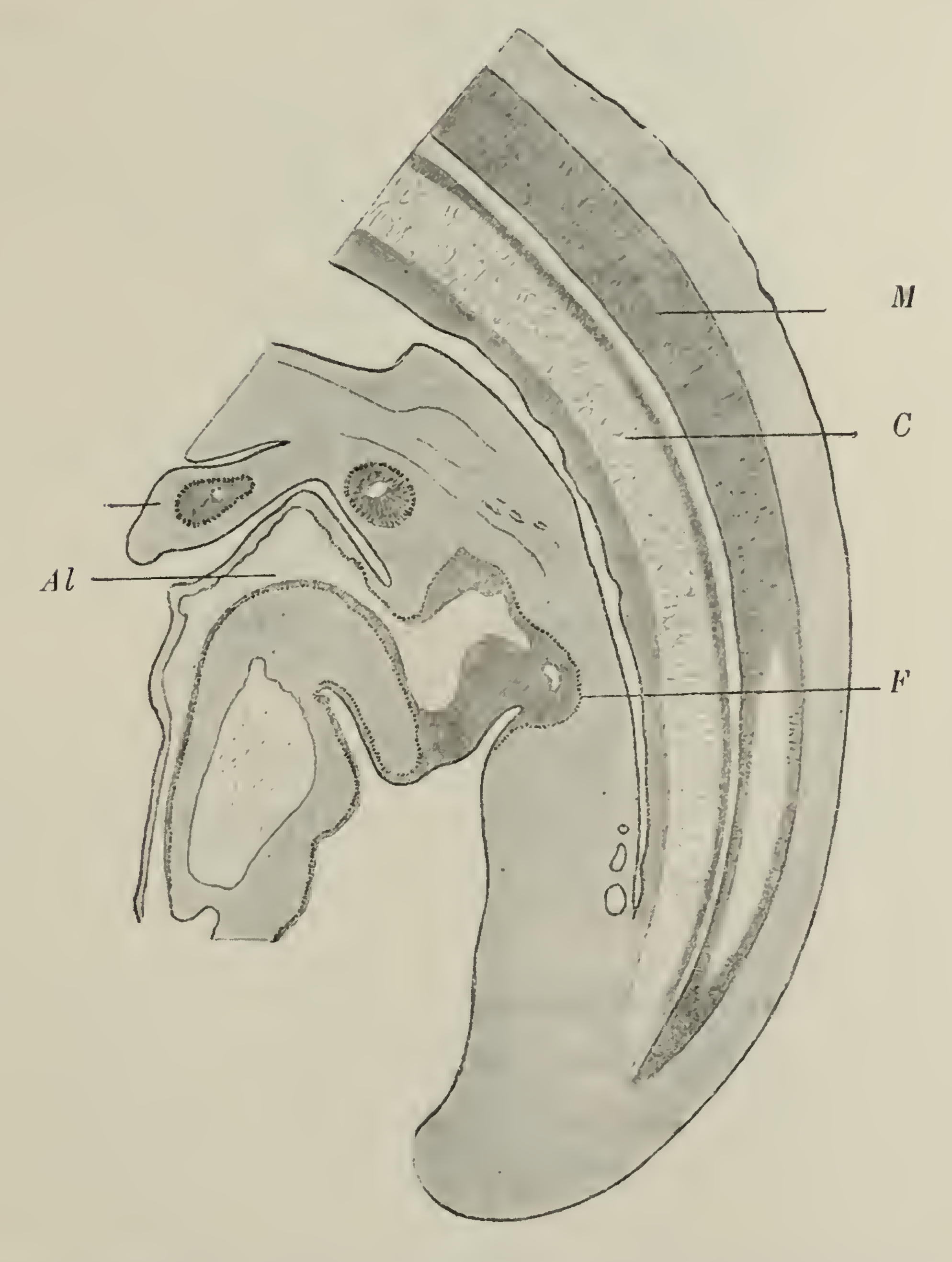


Fig. XXXVII. — *Embryon de Pigeon de 12 mm.* — Coupe sagittale médiane. *F*, première ébauche de la bourse; *Al*, canal allantoïdien; *M*, moelle épinière; *C*, corde dorsale. — Grossissement de 22/1.

figures qui l'accompagnent, la bourse de Fabricius est d'origine endodermique. Elle provient de l'épithélium intestinal.

Les premiers plis apparaissent chez le Canard vers le douzième ou le quatorzième jour et les premiers bourgeons épithéliaux seulement vers le dix-huitième jour.

Cette évolution, chez le Poulet et chez le Canard, est résumée dans le tableau suivant :

Synchronismes embryologiques.

STADES	POULET	CANARD
4e jour.	Cavité cloacale creuse.	
5e —	Prolifération de l'épithélium cloacal.	Cavité cloacale creuse.
6e —	Début de l'ébauche.	Prolifération de l'épithélium cloacal.
7e —	Relèvement et communication de la cavité avec l'extérieur.	Début de la vacuolisation.
8e —		Ébauche bien formée mais peu saillante.
9e —	Position définitive. Cavité complètement formée mais lisse.	
10e —	Première apparition des plis.	
11e —		Cavité formée mais encore isolée. Changement d'orientation.
12e —	Apparition des bourgeons épithéliaux.	Première apparition des plis.
13e —		
14e —		
15e —		
16e —		
17e —		
18e —		Apparition des bourgeons épithéliaux.

Les phénomènes sont les mêmes chez le Pigeon. L'ébauche de la bourse est déjà bien visible chez les embryons de 10 à 12 millimètres, et, comme chez le Poulet et le Canard, elle apparaît d'abord sous forme d'un bourgeon de la masse épithéliale cloacale. Sur les coupes sagittales, ce bourgeon a la forme d'une bosse dirigée en arrière; sur les coupes transversales, il apparaît comme une simple crête aplatie transversalement; il est d'abord dirigé vers l'extrémité caudale.

Le changement d'orientation se produit au stade de 12 à 14 millimètres. La communication de la cavité de la bourse avec l'invagination ectodermique se fait après, au stade de 14 millimètres, bien avant que la cavité cloacale ne s'ouvre définitivement au dehors. A ce stade, la cavité glandulaire est lisse; son bourgeonnement commence au stade de 20 à 25 millimètres.

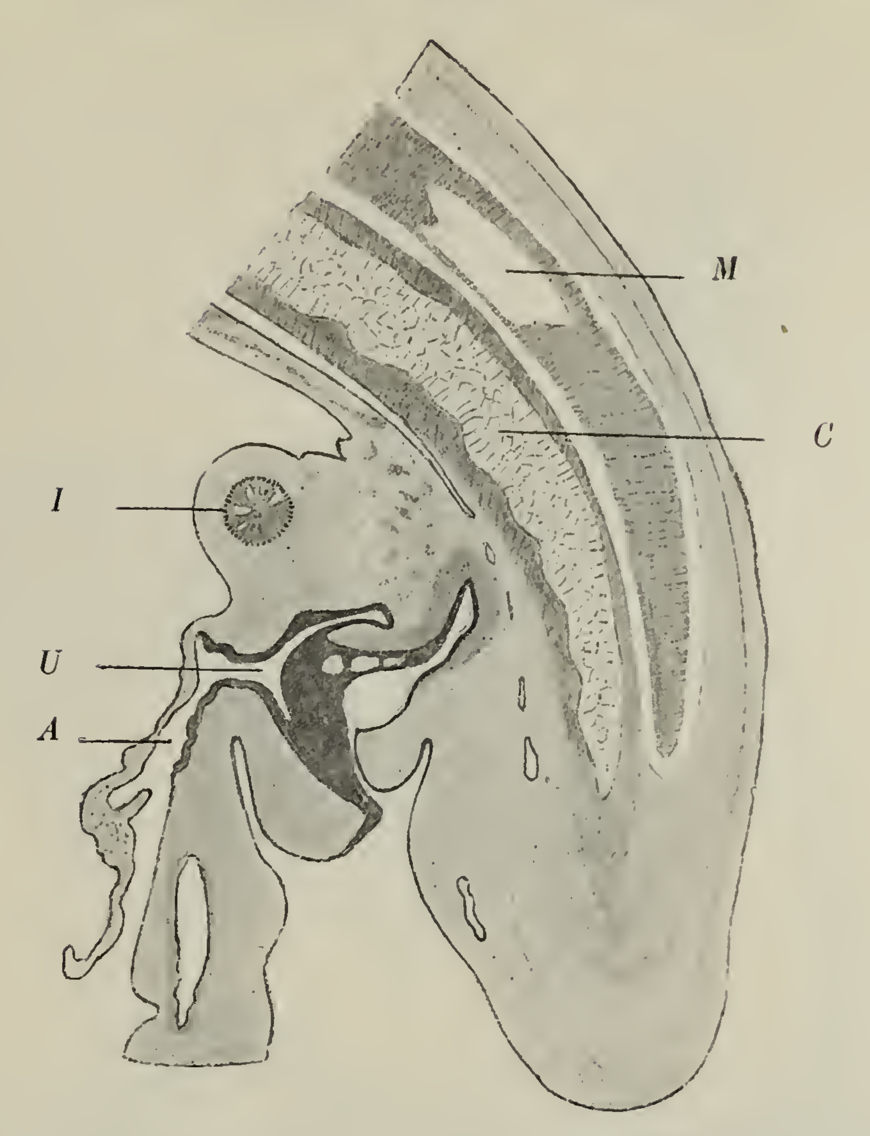


Fig. XXXVIII. — *Embryon de Pigeon de 14 mm.* — Coupe sagittale médiane. La bourse est formée, relevée en arrière et en haut et sa cavité vient de se mettre en communication avec l'extérieur. L'épaisse lame épithéliale cloacale la sépare de l'étage moyen du cloaque continué par le prolongement allantoïdien *A*. — *I*, intestin; *M*, moelle épinière; *C*, corde dorsale; *U*, étage moyen du cloaque. — Grossissement de 22/1.

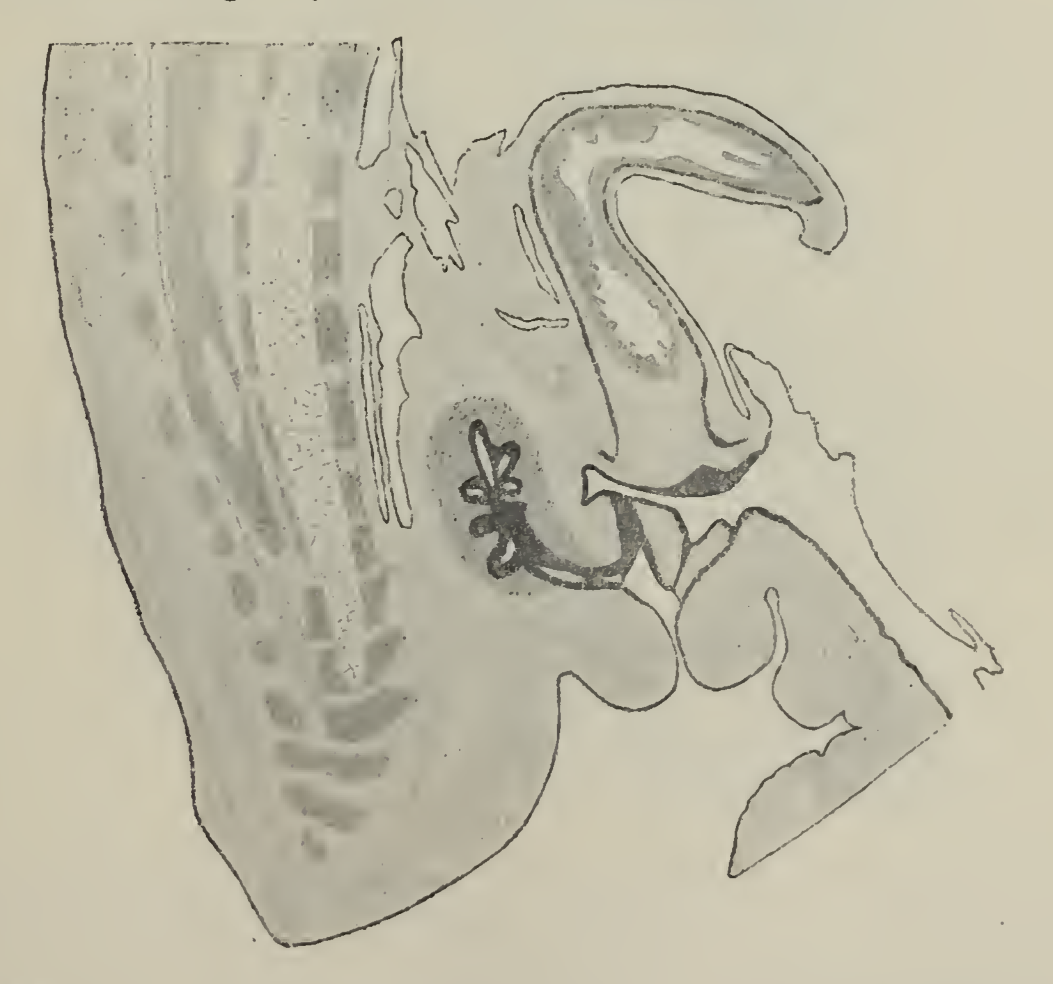


Fig. XXXIX. — *Embryon de Pigeon de 21 mm.* — Coupe sagittale médiane. — Grossissement de 20/1.



Fig. XL. — *Embryon de Pigeon de 21 mm.* — Coupe sagittale médiane passant par le cloaque et la bourse de Fabricius. *I*, intestin terminal; *U*, étage moyen ou urinaire du cloaque; *A*, pédicule allantoïdien; *M*, membrane anale ou cloacale; *V*, étage inférieur du cloaque ou vestibule cloacal. — Grossissement de 40/1.



Fig. XLI. — *Embryon de Pigeon de 25 mm.* — Coupe sagittale médiane. La coupe passe un peu en dehors de la membrane anale (lame cloacale) qui n'est pas visible ici, de sorte que l'épaisse cloison qui sépare l'étage cloacal moyen de l'étage inférieur paraît conjonctive. — Grossissement de 20/1.

On voit nettement, sur les figures de **Wenckebach**, que le développement est le même chez *Anas tadorna* et *Sterna cantiaca* : la bourse se développe aux dépens de la partie postérieure du massif épithélial qui comble le cloaque et qui est surtout d'origine endodermique.

Les *follicules* commencent à apparaître vers le douzième

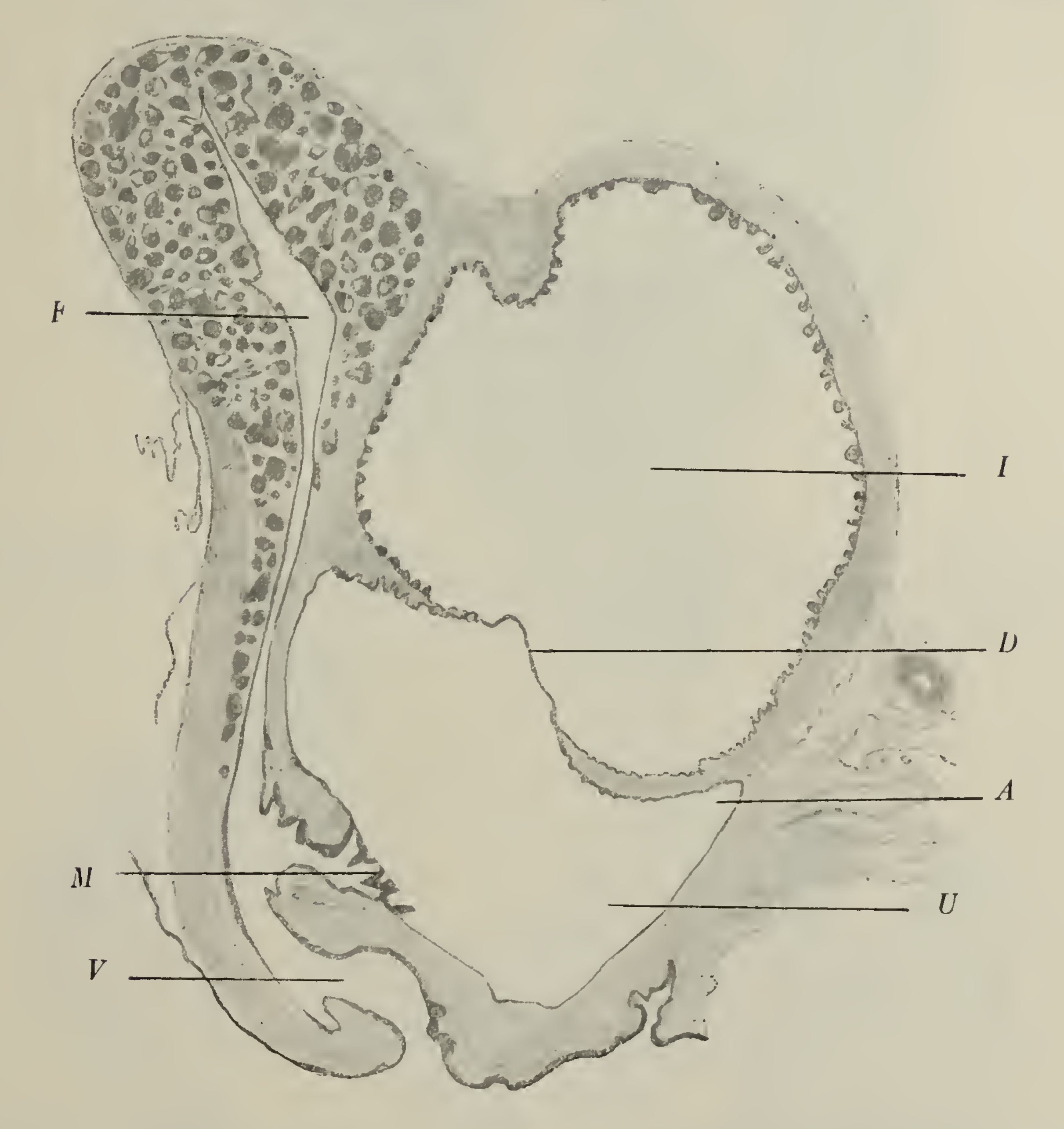


Fig. XLII. — *Embryon de Pigeon du 18e jour sacrifié au moment même de l'éclosion.* — Coupe sagittale médiane de la bourse et du cloaque. *F*, cavité de la bourse de Fabricius ; *I*, ampoule terminale de l'intestin formant l'étage supérieur du cloaque, séparé de l'étage moyen (*U*) par un mince diaphragme (*D*) ; *A*, prolongement allantoïdien ; *U*, étage moyen ou uro-génital, séparé de l'étage inférieur ou vestibule (*V*) par le reste de la membrane anale ou cloacale (*M*). — Grossissement de 14/1.

ou quatorzième jour chez le Poulet, vers le dix-huitième chez le Canard et vers le quinzième ou le seizième jour chez le Pigeon. A partir de ce moment, les phénomènes qui se passent dans les follicules concernent un problème d'histogenèse que nous étudierons dans le chapitre suivant.

Pendant la deuxième partie de l'incubation (quatorzième au



Fig. XLIII. — *Embryon de Poulet du 13e jour.* — Coupe sagittale médiane passant par la bourse. Au-devant d'elle, ampoule intestinale, séparée de l'étage moyen du cloaque par un bouchon épithélial. — Grossissement de 15/1.

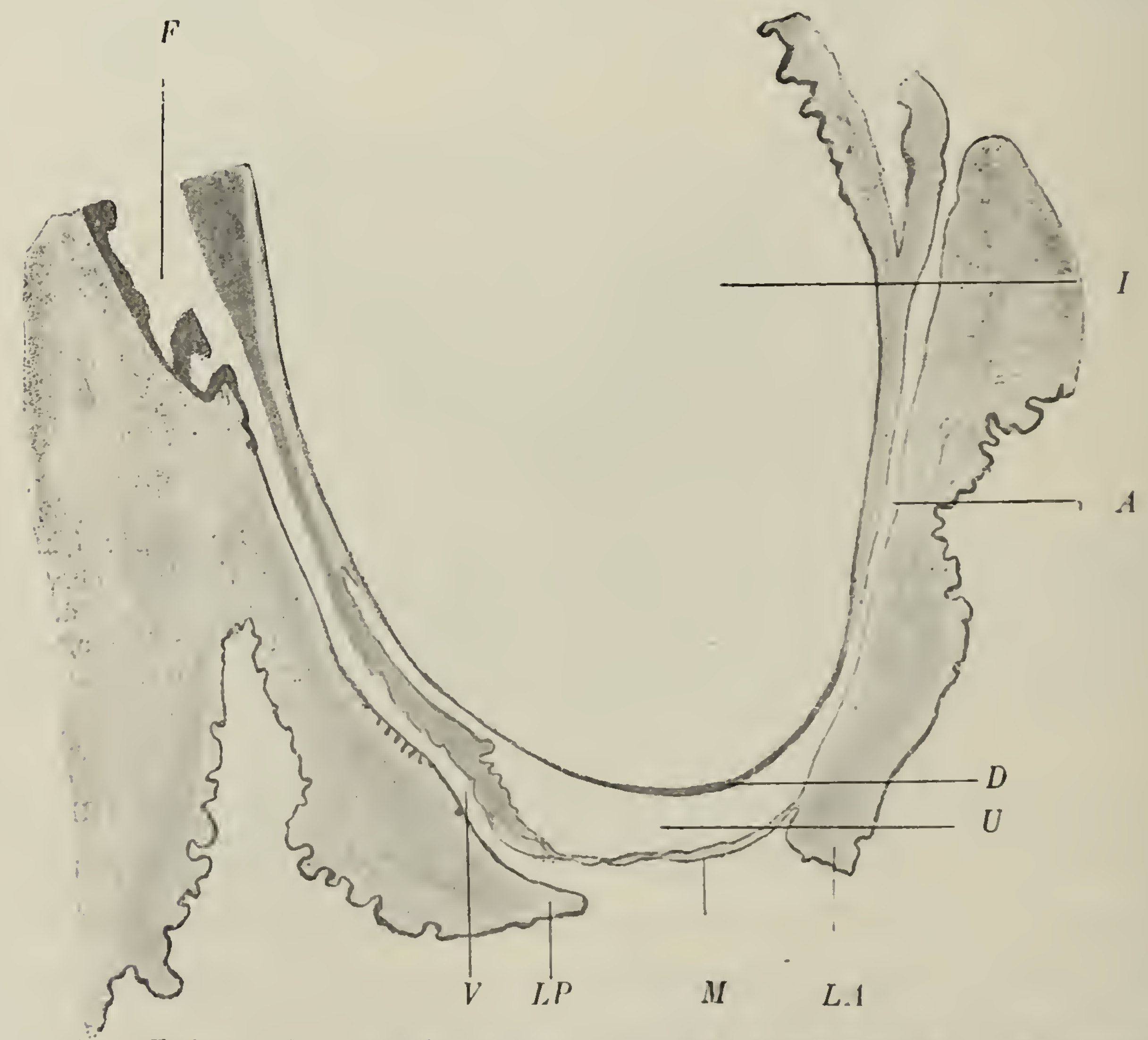


Fig. XLIV. — *Embryon de Poulet du 18e jour*, — Coupe sagittale médiane. *F*, bourse de Fabricius; *I*, ampoule terminale de l'intestin formant l'étage supérieur du cloaque, séparé de l'étage moyen (*U*) par un mince diaphragme (*D*). L'étage moyen (*U*), continué en avant par le pédicule allantoïdien (*A*) est séparé de l'extérieur et de l'étage inférieur (*V*) par la membrane cloacale (*M*). *LA*, *LP*, lèvre antérieure et lèvre postérieure de l'orifice cloacal. — Grossissement de 15/1.

vingt et unième jour chez le Poulet, dix-huitième au trentième jour chez le Canard) la bourse est complètement formée en tant qu'organe; elle possède sa forme et sa situation définitives. Elle communique directement avec l'extérieur et son col est dans



Fig. XLV. — *Embryon de Canard du 18e jour.* — Coupe sagittale du cloaque et de la bourse de Fabricius. On voit nettement l'ampoule terminale de l'intestin, encore séparée de l'étage moyen du cloaque par un bouchon épithélial. La coupe passe un peu en dehors de la membrane anale et il en est de même dans la figure suivante. — Grossissement de 15/1.

le prolongement d'un sinus ectodermique qui traverse la saillie du tubercule génital, entre sa lèvre antérieure et sa lèvre postérieure. Mais le cloaque n'est pas encore ouvert; il ne communique ni avec l'extérieur, ni avec la bourse, ni avec l'intestin. Une coupe sagittale pratiquée dans les derniers jours

de l'incubation montre donc un aspect tout particulier. La portion du corps qui sera le futur cloaque se compose de trois étages absolument isolés. En haut, on voit le dernier segment de l'intestin terminal dilaté en une ampoule, souvent énorme. complètement fermée en bas, constituant donc un cul-de-sac : sa portion convexe fait saillie dans le cloaque proprement dit dont elle affronte les parois (Fig. XLIV et XLVII).

La cavité intestinale est séparée ainsi de l'étage moyen



Fig. XLVI. — *Embryon de Canard du 18e jour.* — Coupe sagittale passant par la bourse de Fabricius. Remarquer les saillies formées, dans la cavité de l'organe, par les bourgeons épithéliaux. — Grossissement de 10/1.

(cloaque proprement dit) par un diaphragme bombé en bas. formé de trois couches, une couche conjonctive. un épithélium intestinal, un épithélium cloacal ; au centre du diaphragme. l'orifice intestinal est obstrué par un bouchon purement épithélial formé par l'affrontement et la soudure des deux couches épithéliales (Fig. XLIII).

L'étage moyen ou *sinus uro-génital* représente le cloaque proprement dit qui reçoit les canaux génitaux et urinaires et qui communique avec l'allantoïde. Par suite de la volumineuse

saillie formée par l'ampoule intestinale, cet étage moyen est très réduit. Sa paroi inférieure est séparée de l'étage sous-

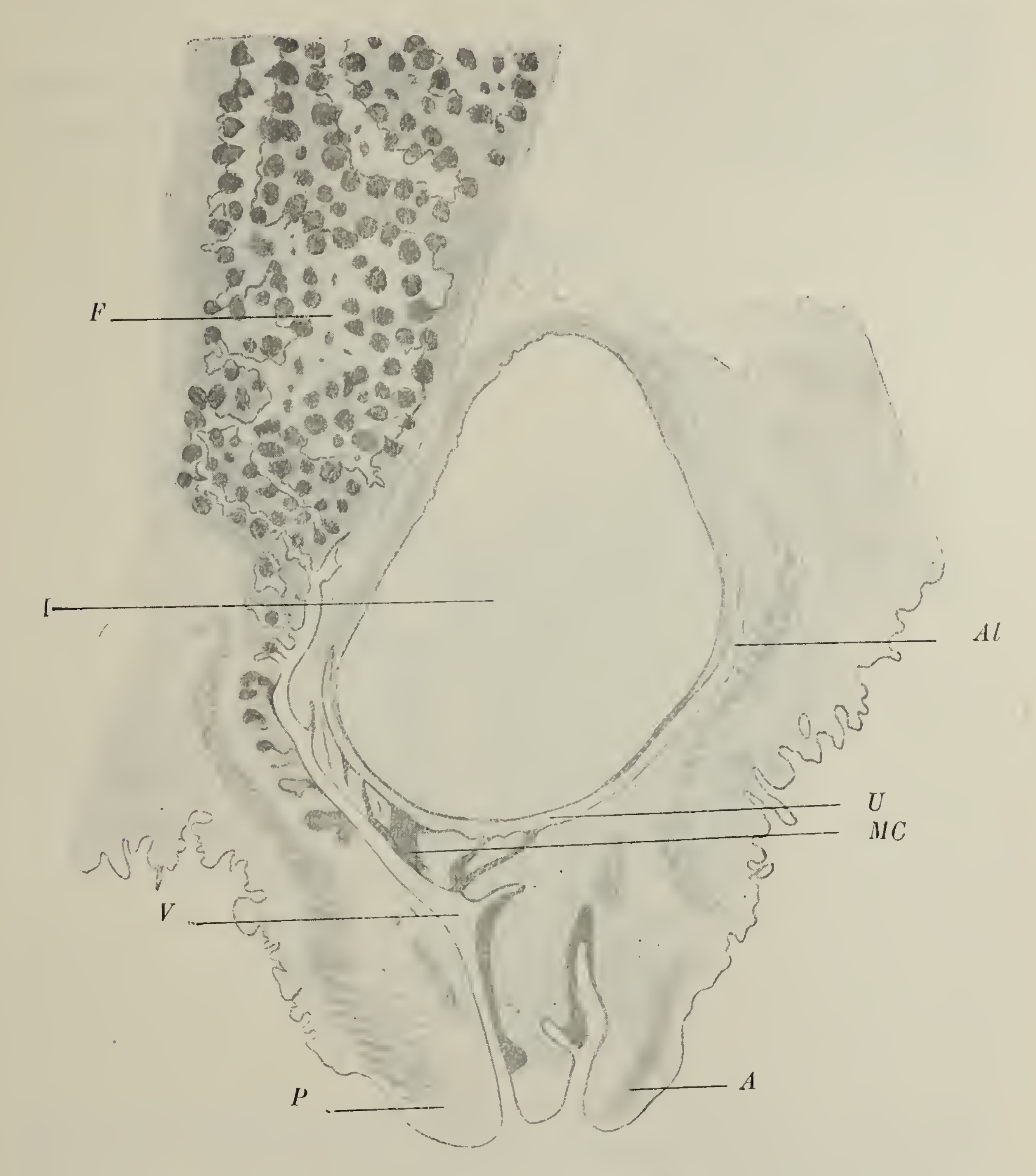


Fig. XLVII. — *Embryon de Canard du 22e jour.* — Coupe sagittale médiane passant par le cloaque et la bourse. F, bourse de Fabricius dont on ne voit que la moitié inférieure ; *I*, ampoule de l'intestin terminal, formant l'étage supérieur du cloaque. Elle est complètement séparée de l'étage moyen (*U*) par un mince diaphragme. L'étage moyen (*U*) se continue en avant avec le pédicule allantoïdien (*Al*); il est séparé de l'étage inférieur (*V*) par une membrane encore épaisse traversée dans toute son épaisseur par des tractus épithéliaux qui représentent le reste de la membrane anale ou cloacale (*MC*). *P*, lèvre postérieure de l'orifice du cloaque; *A*, lèvre antérieure, en arrière de laquelle on aperçoit le pénis, avec la gouttière urétrale. — Grossissement de 14/1.

jacent par une barrière épithéliale assez épaisse, qui ne disparaît guère qu'au moment de l'éclosion. La Figure XLII provient d'un jeune Pigeon recueilli dans l'œuf pendant l'éclosion, la coquille

déjà attaquée par le bec; on y voit cette barrière épithéliale, encore épaisse et complète, mais présentant de profondes incisures transversales dont l'agrandissement va provoquer la rupture de cette fragile barrière.

L'étage inférieur apparaît, sur les coupes, comme une invagination profonde de l'épiderme entre les lèvres de l'orifice

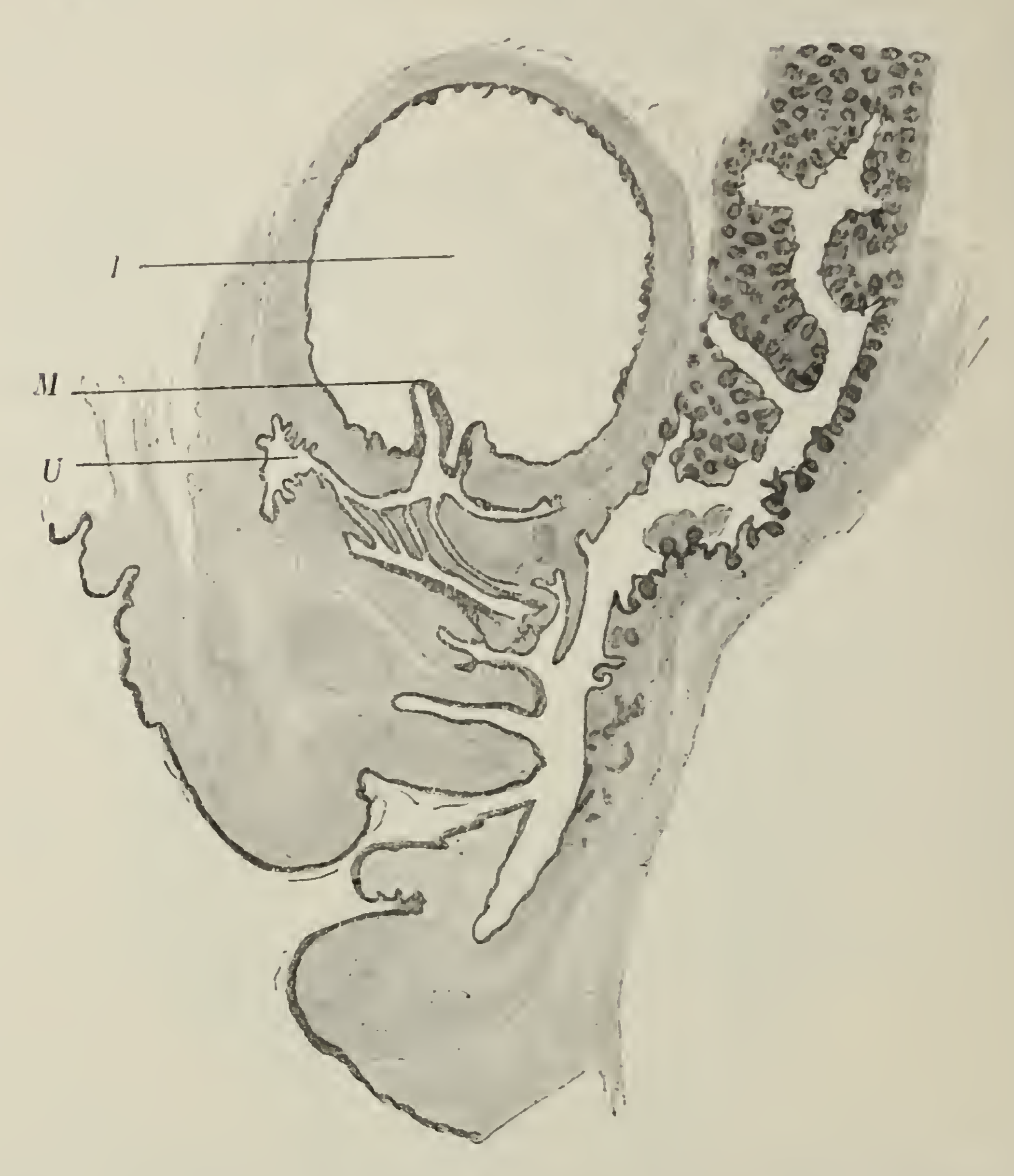


Fig. XLVIII. — *Embryon de Canard du 26e jour.* — Coupe sagittale médiane du cloaque. *I*, ampoule de l'intestin terminal, dont la cavité est séparée de l'étage moyen du cloaque (*U*) par une membrane épithéliale (*M*). — Grossissement de 10/1.

cloacal; il est absolument séparé de l'étage moyen, mais communique directement, d'une part avec l'extérieur, d'autre part avec le pédicule de la bourse de Fabricius. C'est le *vestibule cloacal.*

Ces trois étages, absolument séparés les uns des autres, à ce stade, représentent évidemment les trois portions de Gadow : *coprodæum, urodæum, proctodæum.* Dans ces conditions, cette division est absolument justifiée; mais plus tard, chez l'animal

développé, les plis s'effacent plus ou moins, la division devient artificielle.

La bourse de Fabricius apparaît donc, à la fin de l'incubation, comme un cul-de-sac de l'étage inférieur du cloaque, comme un diverticule du proctodæum. C'est la manière de voir de **Gadow** (1891) adoptée par **Maurer** (1906) et par **Vialleton** (1911)[1]. C'est évidemment celle qu'on adopterait si l'on ne considérait que les derniers stades de l'incubation ou les stades post-ovulaires. En réalité, comme l'étude du développement nous l'a montré, les rapports de la bourse avec le proctodæum sont secondaires.

Un fait bien frappant dans toute cette évolution, c'est la manière dont les cavités arrivent à communiquer les unes avec les autres. Le mécanisme histologique est presque toujours le même : affrontement et soudure de deux surfaces épithéliales, fonte secondaire de la plaque épithéliale.

Comme l'a bien montré **Tourneux** (1888) chez les Mammifères, l'orifice anal est formé, non par une invagination de l'épiderme allant rejoindre le cul-de-sac intestinal, mais par l'affrontement des deux épithéliums et la fusion secondaire du massif épithélial (*bouchon cloacal* de **Tourneux**). Il en est de même pour l'orifice cloacal et la membrane cloacale des Oiseaux; seulement, le phénomène se fait en deux phases : un premier temps, très précoce, donne lieu à la communication de la bourse avec le sinus cutané; un deuxième temps, très tardif au contraire, met la cavité du cloaque en communication avec l'extérieur. Ce dernier phénomène présente quelques particularités. Le mince et large diaphragme qui ferme, à la fin de l'incubation, la cavité du cloaque, et qu'on voit particulièrement bien chez le Pigeon et le Poulet (Fig. XLII et XLIV), n'est pas formé entièrement par la membrane épithéliale (membrane anale ou cloacale proprement dite) qui n'en occupe qu'une petite surface centrale. Dans tout le reste de son étendue, on y

1. « Le cloaque possède sur sa face dorsale une évagination dont les parois sont très riches en follicules lymphatiques, c'est la bourse de Fabricius; cette dernière est d'origine ectodermique et doit être considérée comme appartenant au proctodæum » (p. 402). De même, **Maurer** : « Au début du sixième jour apparaît la bourse de Fabricius, évagination du proctodæum ».

trouve une couche conjonctivo-vasculaire intermédiaire à deux couches épithéliales. Or, les phénomènes de résorption atteignent tout ce diaphragme; en différents points, et particulièrement à la périphérie, on voit l'épithélium cloacal pousser des bourgeons et rejoindre l'épithélium ectodermique; ces

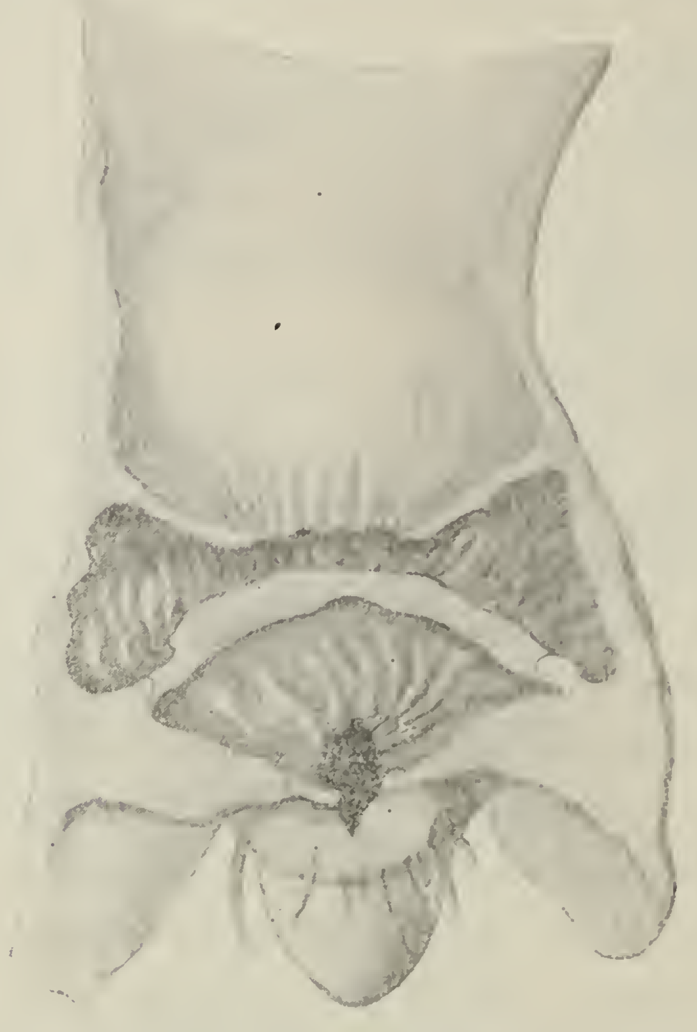


Fig. XLIX. — *Autruche africaine.* — Jeune individu mâle. Cloaque et terminaison de l'intestin fendus sur la ligne médiane antérieure. De haut en bas : intestin terminal : diaphragme en entonnoir séparant l'intestin de l'étage supérieur du cloaque ; étage supérieur du cloaque avec sa muqueuse fortement plissée ; bourrelet très saillant séparant l'étage supérieur de l'étage moyen ; étage moyen dont la muqueuse est aussi plissée ; étage inférieur ou vestibule, incomplètement ouvert parce que la lèvre antérieure de l'orifice cloacal est seule sectionnée ; lèvre postérieure de l'orifice cloacal, croupion. Sous la valvule qui sépare l'étage supérieur de l'étage moyen, et par conséquent à la partie supérieure de l'étage moyen, on trouve, de chaque côté de la ligne médiane, les petites papilles coniques au sommet desquelles s'ouvrent les canaux déférents ; elles sont cachées sous le repli valvulaire et n'ont pu être représentées. On aperçoit en bas, le pénis, déjeté à gauche par la section et l'ouverture du cloaque. — Grandeur nature.

tractus épithéliaux perforants se vacuolisent et donnent lieu à des fissures; de plus, des délaminations se produisent au sein de la lame conjonctive : le diaphragme n'est plus formé que de minces couches feuilletées qui finalement disparaissent.

Si le schéma de Gadow est nettement représenté chez les Oiseaux vers la fin de l'incubation, on ne trouve pourtant presque jamais la trace d'un diaphragme valvulaire séparant le *copro-*

dæum de l'intestin, comme on le voit sur le schéma de Gadow si souvent reproduit et qui ne s'applique qu'à l'Autruche. Je n'ai jamais observé trace de cette disposition, à aucun stade de l'évolution, ni chez le Poulet, ni chez le Canard, ni chez le Pigeon. Chez l'Autruche, elle est, au contraire, parfaitement nette comme le montre la figure XLIX. Chez de jeunes Éperviers, j'ai trouvé le *coprodæum* assez nettement limité de l'intestin (Fig. XII); mais l'étage moyen du cloaque était presque confondu avec l'étage supérieur.

Au point de vue anatomique, le coprodæum appartient donc bien à l'intestin; au point de vue physiologique, il peut être rattaché au cloaque. On sait, en effet, que, chez la plupart des Oiseaux, l'urine ne s'accumule pas dans la loge moyenne du cloaque qui ne forme plus chez l'adulte un segment distinct, mais qu'elle se mélange aux excréments contenus dans l'ampoule intestinale. D'après Gadow (et cette manière de voir est reproduite par Vialleton), chez l'Autruche, l'urine passerait dans le proctodæum et se collecterait dans la bourse de Fabricius qui, fortement dilatée, servirait, chez cet animal, de vessie urinaire. Je n'ai eu l'occasion de vérifier le fait que chez un jeune Nandou de vingt-huit jours. Le cloaque était rempli d'urine et la cavité de la bourse en était aussi distendue. Chez l'Autruche, les parois de la bourse sont minces et l'ouverture cloacale de l'organe est large. Il est possible que l'urine reflue dans la cavité de la bourse. Mais on ne saurait voir là une fonction, fonction qui n'existe assurément pas chez les Gallinacés, les Anatidés, etc., chez lesquels la cavité de la bourse bien développée est virtuelle, effacée par les plis lymphoïdes.

Ainsi, à la fin de l'incubation, le cloaque des Oiseaux apparaît formé de trois segments superposés parfaitement distincts. En haut, l'ampoule intestinale qui se continue le plus souvent sans ligne de démarcation bien nette avec l'intestin terminal; au-dessous l'étage moyen ou chambre urinaire ou sinus urogénital qui communique avec l'allantoïde et reçoit les conduits génitaux-urinaires; en bas, le vestibule cloacal qui communique avec la bourse de Fabricius. Ces trois étages (qui correspondent

aux coprodæum, urodæum, proctodæum de **Gadow**) sont complètement séparés les uns des autres par deux cloisons qui ne disparaissent que dans les derniers temps de l'incubation, ou même au moment de l'éclosion.

RELATIONS DE LA BOURSE DE FABRICIUS AVEC L'INTESTIN CAUDAL

Comme nous venons de le voir, au septième et huitième jour de l'incubation chez le Poulet, au douzième et treizième jour chez le Canard, la bourse de Fabricius se met en communication avec le sinus ectodermique dont elle semble être, à partir de ce moment, le prolongement. Ce fait a suggéré à **Wenckebach** l'hypothèse suivante : la bourse de Fabricius représenterait le reliquat d'un anus ancestral situé plus postérieurement, hypothèse assez peu vraisemblable qu'il n'émet, du reste, qu'avec des réserves. L'orientation primitive de l'ébauche de la bourse, le point où cette ébauche apparaît, suggèrent plutôt l'idée que la bourse de Fabricius représente, dans les Oiseaux, un vestige de l'intestin post-anal.

On sait, en effet, que l'ouverture du cloaque ne se forme pas exactement à l'extrémité postérieure du tube digestif, mais un peu en avant. La portion borgne de l'intestin, située en arrière de la membrane anale ou cloacale a reçu le nom d'intestin caudal (**Kölliker**) ou intestin post-anal (**Balfour**[1]). A une époque très précoce du développement, l'extrémité de cet intestin borgne communique avec le tube médullaire par le canal neurentérique, nettement démontré par **Gasser**, en 1879, chez l'Oie, et retrouvé ensuite par **Braun** chez les Perroquets, par **Kupffer**, **Balfour**, **Strahl** chez les Reptiles, et par **Van Beneden**, **Bonnet**, **Heape**, **Spée** chez les Mammifères.

Le canal neurentérique disparaît de bonne heure ; l'intestin post-anal reste un cul-de-sac peu proéminent du cloaque. Chez les Oiseaux, sa situation se confond absolument avec celle de

1. Avec **Prenant** (1891), on peut réserver le nom d'intestin post-anal au cul-de-sac borgne primitif du cloaque embryonnaire, et attribuer le nom d'intestin caudal au prolongement qui est dû à son accroissement dans la queue et qui chez les Mammifères, peut être parfois fort long.

l'ébauche primitive de la bourse de Fabricius. Chez les jeunes embryons de Mammifères, il existe aussi, en arrière de la membrane anale, une partie borgne de l'intestin. **Kölliker** l'a signalée le premier chez le Lapin; **Lieberkühn** (1876) l'a retrouvée chez la Taupe. Les recherches de **Braun** (1882) chez le Mouton, de **His** (1880-1885) et de **Fol** (1883-1884) chez l'embryon humain, de **Strahl** (1886) chez le Lapin, de **Tourneux** chez le Mouton (1888) le Porc (1889) et le Chat (1890), de **Retterer** chez le Lapin et le Porc (1890), de **Prenant** (1891) chez le Lapin, ont confirmé le fait.

D'après **Tourneux** (1888), chez un embryon de Mouton de 7 mm. 5, le cloaque est fermé par la membrane cloacale qui, à ce moment, a la structure d'une épaisse paroi épithéliale (bouchon cloacal); la cavité cloacale, qui communique avec le rectum et avec le pédicule allantoïdien, se prolonge en arrière par un diverticule borgne qui regarde l'extrémité caudale (intestin caudal ou post-anal). Dans les stades suivants, la cavité cloacale s'oblitère par soudure de la membrane cloacale à la paroi profonde du cloaque; aplatie latéralement, elle mérite alors le nom de lame cloacale. **Tourneux** l'appelle aussi lame urétrale parce que, en effet, c'est à ses dépens, que se développe, plus tard, l'épithélium de la portion spongieuse du canal de l'urètre.

Les faits sont les mêmes chez le Porc (**Tourneux**, 1889). Ici, comme chez le Mouton, la paroi antérieure du cloaque d'un embryon de 11 millimètres est représentée par un massif épithélial unissant l'endoderme à l'ectoderme. Ce bouchon cloacal est aplati latéralement : c'est la lame cloacale. L'excavation du cloaque donne naissance, en arrière et en bas à un court diverticule, rudiment de l'intestin post-anal ou caudal qui se dirige en arrière vers la queue. Chez un embryon de 15 millimètres, le tubercule génital s'est soulevé, entraînant avec lui la membrane anale; l'intestin caudal borgne a persisté en arrière, et il s'est relevé, subissant un mouvement de bascule tout à fait comparable à celui que subit, chez les Oiseaux, l'ébauche de la bourse de Fabricius au moment du soulèvement du tubercule génital. Chez les Mammifères, l'intestin post-anal ne tarde pas

à disparaître; chez l'embryon de Porc de 20 millimètres, on ne le voit déjà plus (**Tourneux**, 1889). Cependant dans beaucoup de cas, comme l'ont montré **Braun** (1882) chez le Mouton, **Strahl** (1886) chez le Lapin, **Tourneux** (1890) chez le Chat, **Prenant** (1891) chez le Lapin, l'intestin post-anal s'accroît, s'allonge en même temps que la queue; il mérite alors véritablement le nom d'intestin caudal. Puis sa cavité disparaît, son extrémité se perd dans un massif cellulaire où viennent aussi se confondre les extrémités de la corde dorsale et de la moelle; enfin il se fragmente, et ses vestiges ne tardent pas à disparaître. On sait qu'on a attribué à ces vestiges un rôle dans la formation de certaines tumeurs sacrococcygiennes (**Braun**, 1882; **Tourneux et Hermann**, 1887). Chez les Oiseaux, on n'a pas retrouvé de pareils vestiges[1]. Je les ai recherchés sans succès chez le Poulet, le Pigeon et le Canard. De plus, je n'ai jamais vu, chez ces animaux, l'accroissement secondaire de l'intestin post-anal dans la queue, sous forme d'un intestin caudal véritable. L'ébauche épithéliale compacte de la bourse de Fabricius représente à elle seule l'intestin post-anal, et dès que cette ébauche, par suite de l'accroissement du tubercule génital, a subi un relèvement, et a pris sa place définitive, il n'y a plus aucun prolongement du cloaque qui ressemble à un intestin post-anal.

Je me rends parfaitement compte de l'objection qu'on peut faire à ma manière de voir : du troisième au quatrième jour, chez l'embryon du Poulet, l'intestin post-anal subit une régression; or, l'ébauche de la bourse ne commence guère à se former qu'au cinquième jour. Mais cette objection, bien qu'ayant une certaine valeur, n'est pas péremptoire, puisque, chez certaines espèces, nous voyons l'intestin post-anal subir *secondairement* un accroissement de longueur dans la queue.

La comparaison des différents faits que nous venons d'examiner nous permet donc de penser que la bourse de Fabricius des Oiseaux représente, au point de vue embryologique, l'in-

1. **Tourneux et Hermann** (1887), dont le mémoire concerne surtout les vestiges médullaires, ne parlent pas des vestiges de l'intestin caudal chez les embryons de Poulet de quatre, six, onze et quatorze jours.

testin post-anal qui, par suite de la croissance du tubercule génital, s'est relevé en arrière et qui, au lieu de s'accroître secondairement dans la queue, puis de disparaître ensuite plus ou moins vite, se transforme en un volumineux cul-de-sac ou cæcum dans la paroi duquel se développe le tissu lymphoïde. Nous verrons plus loin que le tissu lymphoïde a une grande tendance à se développer dans tous les culs-de-sac du tube digestif, particulièrement dans ceux qui sont en régression. L'étude de l'histogenèse et de l'involution confirment ces vues en nous montrant, dans la bourse, un organe glandulaire inachevé ou en régression.

VII. — HISTOGENÈSE DES FOLLICULES

Les follicules apparaissent d'abord sous forme de bourgeons épithéliaux partis de l'épithélium de revêtement, comme l'a montré Bornhaupt, en 1867. Chez l'embryon de Poulet, au douzième jour de l'incubation, à un moment où la formation des plis n'est pas encore achevée, l'épithélium qui revêt la cavité de la bourse de Fabricius s'épaissit en certains points. Il se forme des bourgeons épithéliaux qui s'enfoncent dans le tissu conjonctif; d'abord lenticulaires à large base d'implantation, ils font de plus en plus saillie et le rétrécissement de leur base, sous forme d'un collet, donne aux plus volumineux d'entre eux l'aspect d'une gourde. Cette production de bourgeons épithéliaux, à peine ébauchée et discrète au douzième jour est en pleine activité au quatorzième jour.

Dès le douzième jour, on observe, dans le mésenchyme sous-épithélial, de nombreuses cellules amiboïdes qui paraissent formées directement sur place aux dépens des cellules mésenchymateuses étoilées. Elles sont accumulées au voisinage des bourgeons épithéliaux. On les voit pénétrer de bonne heure au milieu des cellules épithéliales. Certaines sont encore dans le tissu conjonctif, mais allongées vers le bourgeon épithélial; d'autres l'ont déjà atteint et sont en train de pénétrer : elles sont étranglées au passage; d'autres enfin, reconnaissables à leur

protoplasme basophile, aux contours de leur cytoplasma, sont déjà arrivées au milieu des cellules épithéliales.

La distinction des cellules lymphoïdes dans le bourgeon épithélial n'est pas facile sur les pièces qui ont été fixées par les réactifs fixateurs usuels, contenant de l'acide acétique, même par ceux qui, comme le Zenker, fixent bien le tissu lymphoïde.

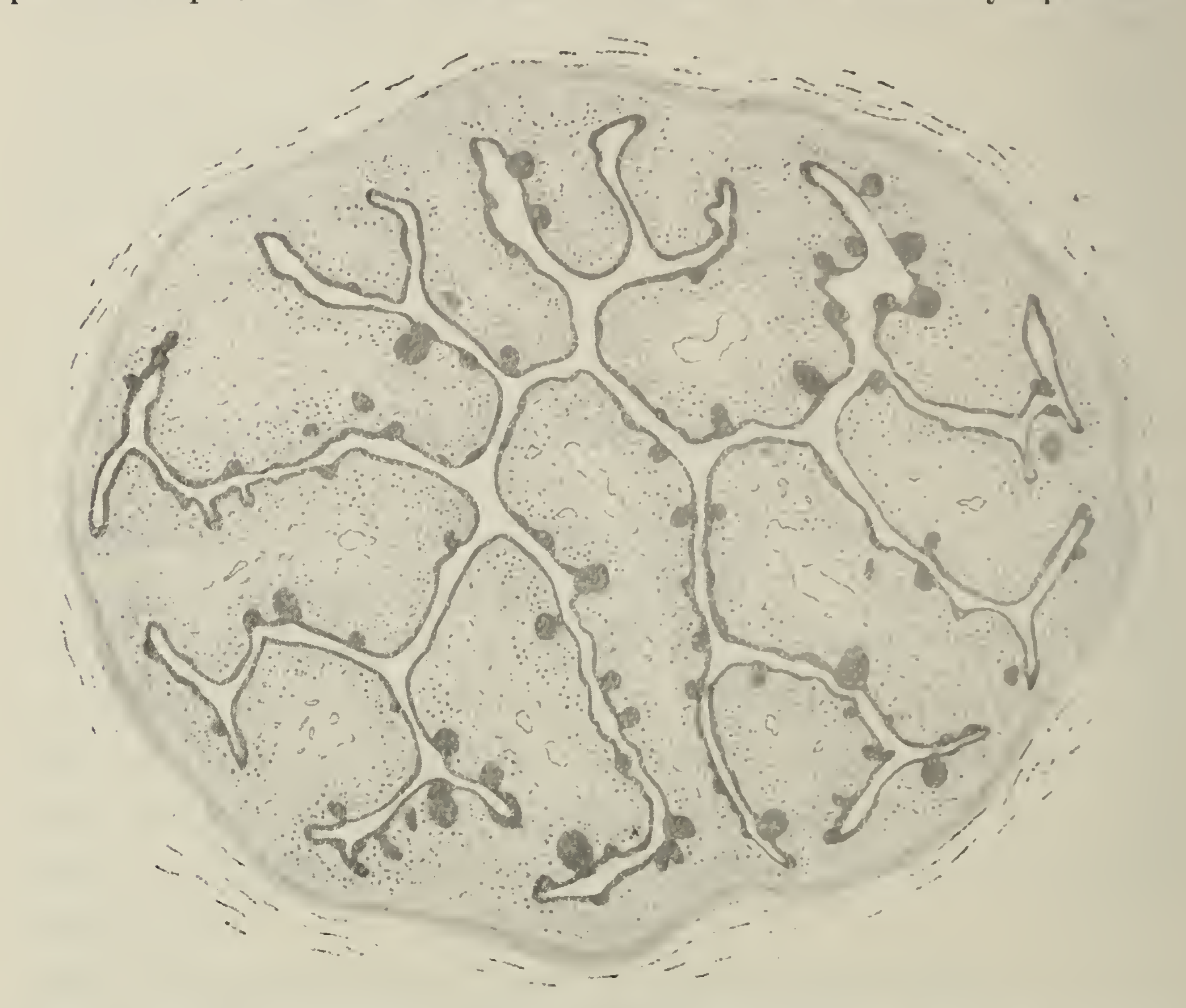


Fig. L. — *Embryon de Poulet du 14e jour*. — Coupe transversale de la bourse. Apparition des ébauches folliculaires épithéliales.

Le protoplasme se colore à peine, et seul l'aspect du noyau, plus foncé que celui des cellules épithéliales, aide à reconnaître les lymphocytes. Mais sur les pièces fixées par les mélanges bichromate-formol, il n'en est plus de même, et l'on distingue facilement, par différentes colorations, deux espèces de cellules dans le bourgeon : les unes à noyau vésiculeux, grand et ovalaire, à corps protoplasmique clair et mal délimité, répondent aux cellules épithéliales; les autres, à corps protoplasmique, arrondi ou amiboïde, intensément coloré par les bleus basiques ou par l'hématoxyline au fer, par exemple, sont logées dans des sortes de vacuoles et répondent aux cellules lymphoïdes.

Si l'on ne voyait que les cellules lymphoïdes qui sont situées à l'intérieur du nodule épithélial, on pourrait supposer qu'elles proviennent de la transformation directe des cellules épithéliales; mais les phénomènes de migration, qu'on voit nettement dans nos figures, permettent plutôt de penser que les lymphocytes ont pénétré le bourgeon. On objectera que les lymphocytes accumulés dans le follicule épithélial sont souvent bien nombreux par rapport au petit nombre des lymphocytes surpris pendant leur pénétration même; mais c'est là une difficulté apparente. Les lymphocytes du bourgeon représentent évidemment des cellules accumulées pendant un temps infiniment plus long que le temps nécessaire à la pénétration. D'après les chiffres que j'ai donnés de la vitesse du mouvement des leucocytes *in vitro* (1913), on peut admettre que le mouvement de pénétration ne dure guère qu'une ou deux minutes; or, le phénomène de la migration active s'étend sur une période d'au moins quatre jours chez le Poulet (quatorzième au dix-huitième jour), c'est-à-dire pendant un temps 3 à 6 000 fois plus long. Cette simple considération explique, à elle seule, la rareté relative des lymphocytes saisis pendant leur pénétration même; on les voit cependant, et nos figures montrent très nettement le phénomène.

Les partisans de l'origine épithéliale pourront encore objecter que les lymphocytes surpris dans leur pénétration sont des lymphocytes qui sortent et non des lymphocytes qui entrent. C'est là déjà une interprétation peu vraisemblable; elle est de plus contraire à l'observation attentive des faits : il n'est pas rare de constater que les cellules amiboïdes dirigées vers le bourgeon épithélial et presque arrivées à son contact ont leur expansion protoplasmique dirigée vers l'épithélium; ce fait nous indique le sens du mouvement : nous savons, en effet, que cette expansion protoplasmique précède en général le noyau dans le mouvement de progression de la cellule.

Les phénomènes de migration commencent du reste de très bonne heure, bien avant la constitution d'un bourgeon épithélial saillant; ils sont pour ainsi dire contemporains de la formation des follicules épithéliaux et se voient dès que l'épithélium

a commencé à s'épaissir. Ils commencent au douzième jour chez le Poulet, sont déjà bien nets au quatorzième jour et sont très intenses du quatorzième au dix-huitième jour.

L'accumulation des cellules lymphoïdes dans le mésenchyme de la bourse précède la formation des bourgeons épithéliaux: ce fait est nettement contraire à l'idée d'un mouvement centri-

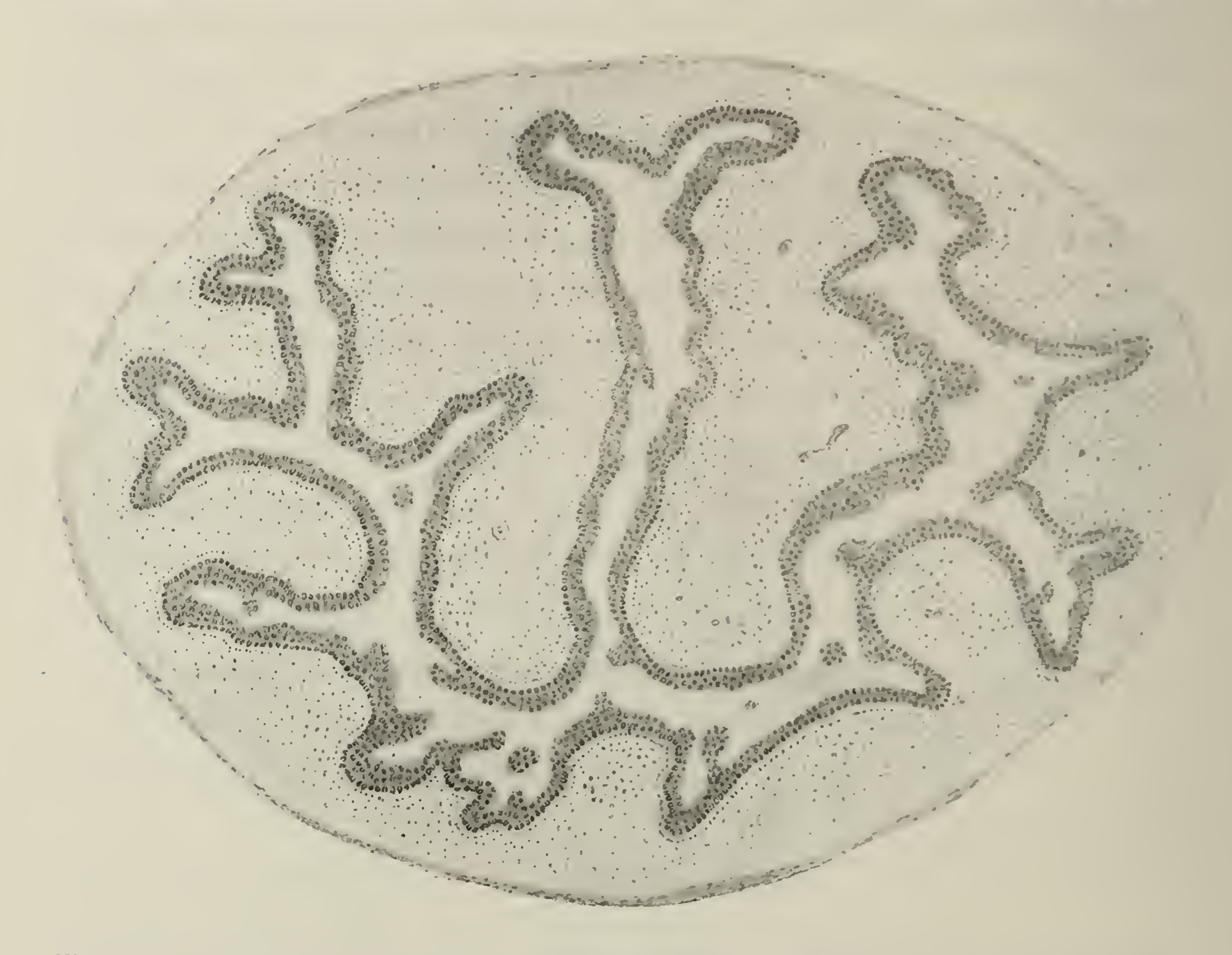


Fig. LI. — *Embryon de Canard du 17e jour.* — Coupe transversale de la bourse. L'épithélium présente des épaississements qui annoncent l'apparition des ébauches folliculaires. — Grossissement de 80/1.

fuge, contraire à l'origine épithéliale des lymphocytes. Lorsque les bosselures de l'épithélium apparaissent, on trouve tout de suite à leur contact des cellules lymphoïdes, souvent rangées en demi-cercle, comme si elles étaient toutes prêtes à pénétrer. A ce moment, on ne voit encore aucune différenciation cellulaire dans le bourgeon épithélial. Les premières cellules lymphoïdes apparaissent donc dans le mésenchyne, au voisinage de l'épithélium et non dans l'épithélium. Toutes ces observations sont en faveur de l'origine mésenchymateuse des cellules migratrices.

Les cellules épithéliales font place aux nouveaux arrivants.

Une partie d'entre elles dégénère : le noyau s'atrophie, souvent sans présenter de véritable pycnose; le protoplasme s'effrite et présente des vacuoles. Ces phénomènes de nécrose peuvent précéder la pénétration des lymphocytes; mais d'une manière générale, ils sont contemporains de la migration [1].

Le plus grand nombre des cellules épithéliales subsiste pourtant. Les plus extérieures forment du côté de la basale, une bordure de cellules cubiques, souvent très régulière, qui deviendra la *couche bordante*. Les autres se transforment en cellules irrégulièrement étoilées, plus ou moins anastomosées

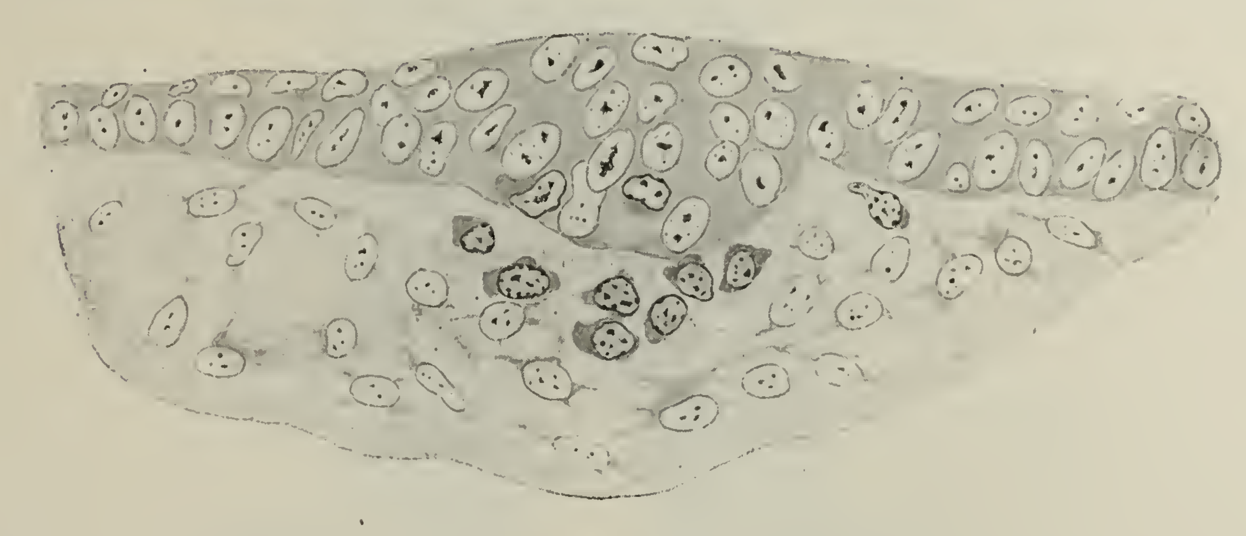


Fig. LII. — *Embryon de Poulet du 12e jour.* — Première ébauche folliculaire apparaissant sous forme d'un épaississement lenticulaire de l'épithélium. Les cellules lymphoïdes du mésenchyme l'envahissent déjà. — Grossissement de 800/1.

par leurs prolongements. Les espaces intercellulaires des cellules épithéliales deviennent d'abord plus visibles; des vacuoles apparaissent dans le protoplasme; les cellules sont comme écartées les unes des autres, non seulement par les lymphocytes, mais surtout par l'exsudation de liquides. Finalement, la plupart des cellules épithéliales qui se trouvent en dedans de la zone bordante paraissent plus ou moins dissociées et mélangées aux lymphocytes. Elles sont d'abord anguleuses, grossièrement étoilées et peuvent apparaître même sans union entre elles; puis elles s'allongent, s'anastomosent et finissent par former un tissu réticulé épithélial qui a quelque ressemblance avec celui de l'organe adamantin. C'est ce tissu épithé-

1. La précocité des modifications épithéliales permet de soulever une question intéressante : on peut se demander si les cellules lymphoïdes ne sont pas attirées vers les bourgeons épithéliaux par les substances nouvelles formées en ces points.

lial réticulé qui va former la trame du tissu lymphoïde de la substance médullaire, dans laquelle ne pénètrent ni vaisseaux, ni tissu conjonctif.

Les cellules lymphoïdes s'accumulent dans les larges espaces que laissent entre elles les cellules épithéliales fusiformes et



Fig. LIII. — *Embryon de Poulet du 12e jour.* — Bourse de Fabricius coupée transversalement. Fond d'une dépression séparant deux plis contigus. L'épithélium est envahi par les cellules lymphoïdes au début même de la formation des bourgeons épithéliaux. — Grossissement de 800/1.

étoilées. Je ne pense pas que la transformation de ces cellules soit une conséquence directe de l'action mécanique, de la compression des lymphocytes; elle paraît plutôt due à une exsudation de liquide interstitiel. Les leucocytes semblent cependant capables d'exercer ici une sorte d'action chimique, car à leur contact, dans certaines cellules épithéliales, des portions de

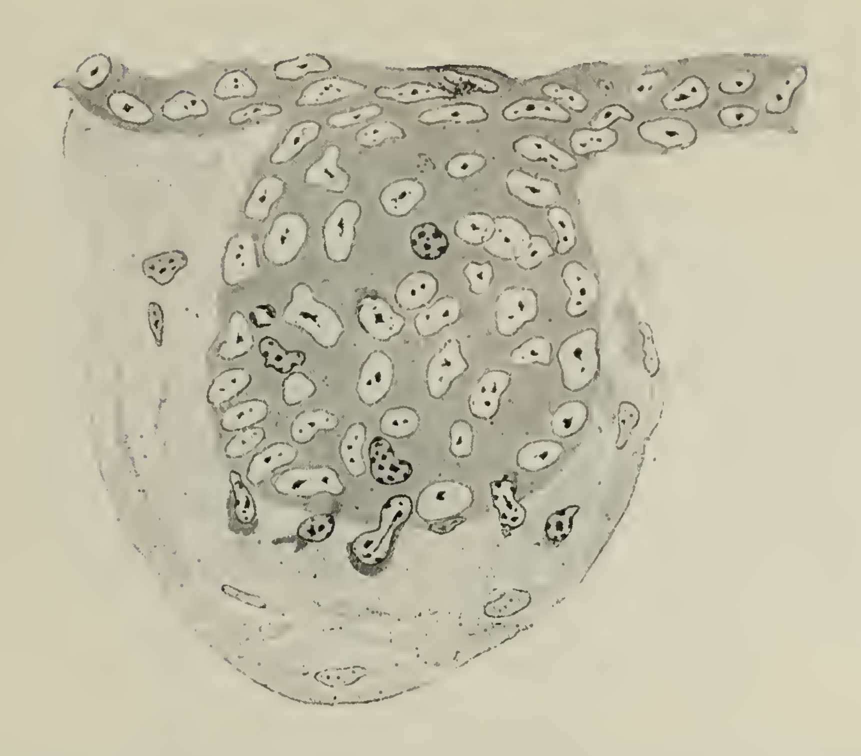


Fig. LIV. — *Embryon de Poulet du 14e jour.* — Bourse de Fabricius. Bourgeon épithélial envahi par les lymphocytes; ébauche du follicule. — Grossissement de 800/1.



Fig. LV. — *Embryon de Poulet du 14e jour.* — Bourse de Fabricius. Bourgeon épithélial envahi par les cellules lymphoïdes venues du mésenchyme. Liquide de Helly, hématoxyline au fer. — Grossissement de 1100/1.

protoplasme sont liquéfiées et, transformées en globules irrégu-

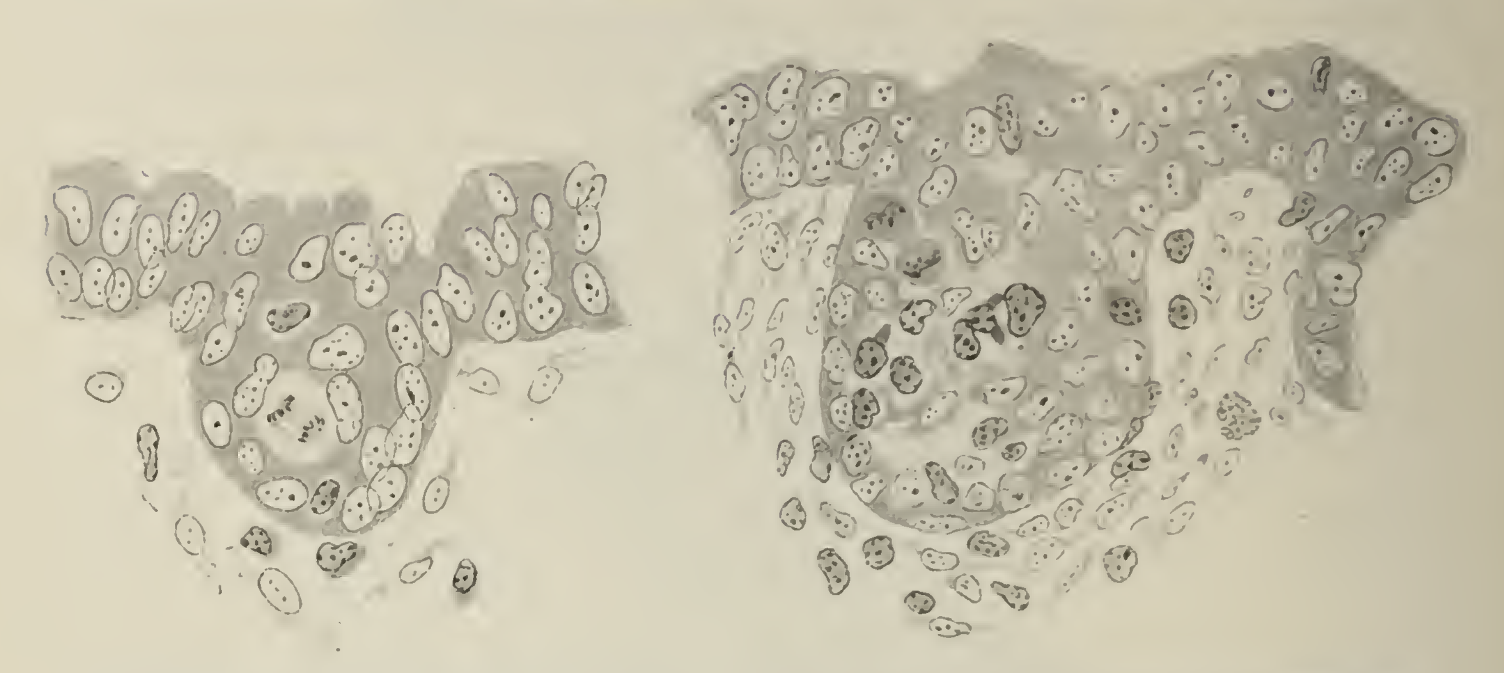


Fig. LVI. — *Embryon de Poulet du 18e jour.* — Bourse de Fabricius. Petit bourgeon épithélial au début de l'envahissement lymphoïde. Mitose épithéliale. Helly. éosine-orange, toluidine. — Grossissement de 800/1.

Fig. LVII. — *Embryon de Poulet du 18e jour.* — Bourgeon épithélial envahi par les cellules lymphoïdes. Mitose d'une cellule lymphoïde. Helly, éosine-orange, toluidine. — Grossissement de 800/1.

liers, destinées à disparaître. Tout se passe comme s'il y avait une sorte de lutte entre les deux espèces d'éléments, la sym-

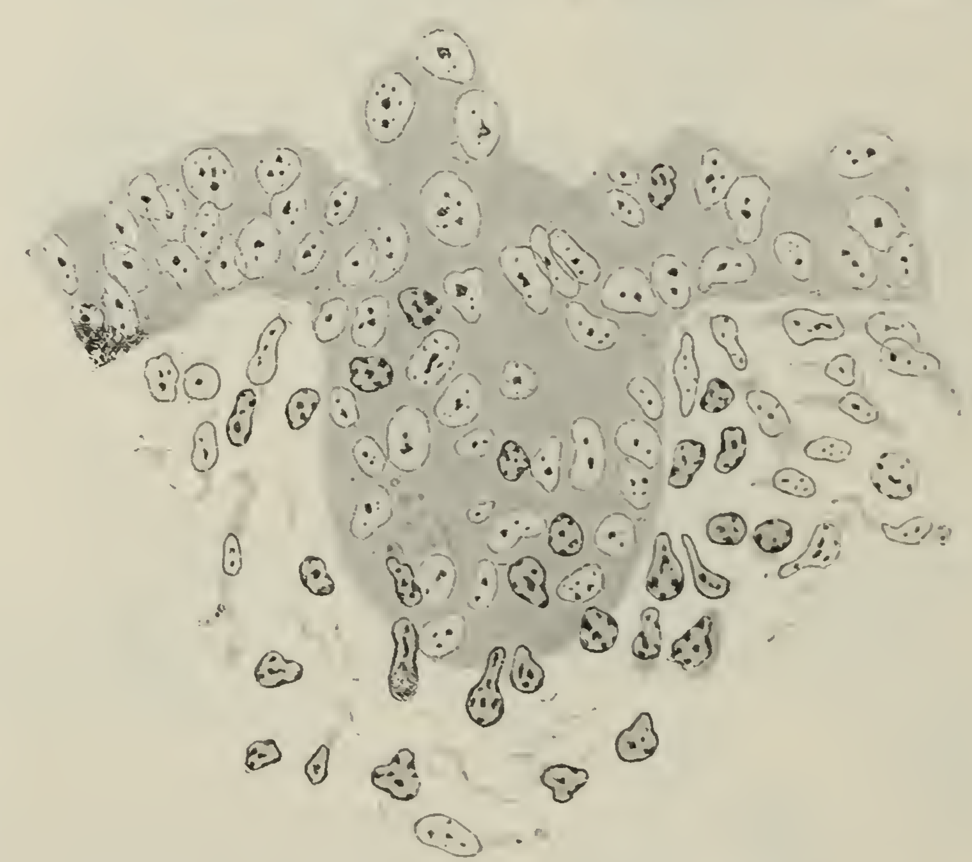


Fig. LVIII. — *Embryon de Poulet du 18e jour.* — Bourgeon épithélial envahi par les cellules lymphoïdes.

biose n'arrivant à s'établir qu'après quelques tâtonnements.

Les premières cellules lymphoïdes qui pénètrent dans l'épithélium ne sont pas des cellules comparables aux petits lympho-

cytes; ce sont des cellules beaucoup plus volumineuses, à corps protoplasmique bien développé et basophile; leur noyau arrondi ou ovalaire possède un ou plusieurs nucléoles ou un réseau



Fig. LIX. — *Embryon de Poulet du 18e jour.* — Bourse de Fabricius. Bourgeon épithélial envahi par les cellules lymphoïdes. Remarquer, à droite, une de ces cellules en train de pénétrer. Début de la différenciation de la couche bordante épithéliale. Phénomènes de dégénérescence et de fragmentation cellulaires dans l'intérieur du bourgeon. Helly, éosine-orange, bleu de toluidine. — Grossissement de 1 000/1.

chromatique moins riche en chromatine que le noyau des petits lymphocytes. Ces éléments sont du reste absolument semblables aux éléments lymphoïdes qu'on trouve à ce stade

dans le mésenchyme voisin et dans tout le tissu conjonctif de l'embryon. Ce sont « les gros lymphocytes » de **Maximoff**, et de **Dantschakoff**, ou cellules lymphoïdes germinatives. Ces éléments présentent de nombreuses mitoses, aussi bien dans le mésenchyme sous-épithélial que dans l'épithélium même.

Les cellules épithéliales subissent aussi à ce stade, pendant la formation des bourgeons, de nombreuses divisions indirectes; on trouve donc, dans les follicules épithéliaux primitifs, des mitoses de cellules lymphoïdes et des mitoses de

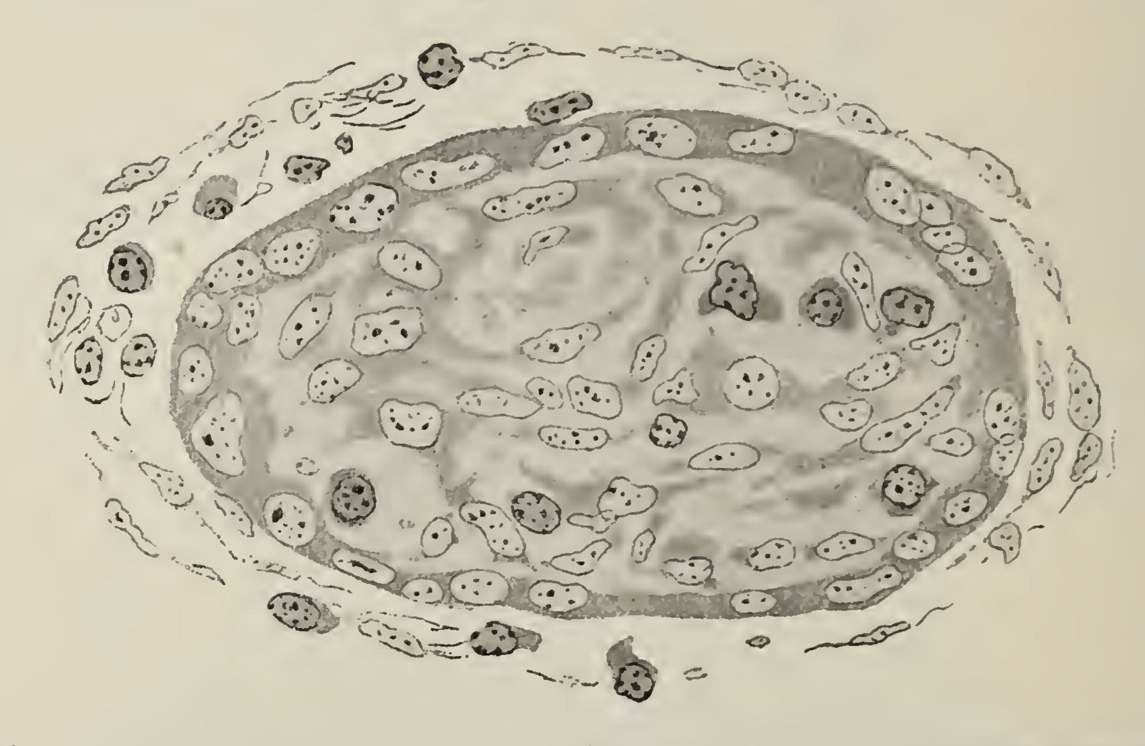


Fig. LX. — *Embryon de Poulet du 18e jour.* — Ébauche folliculaire coupée transversalement. Formation de la zone bordante et du réticulum épithélial; pénétration des lymphocytes. — Grossissement de 1000/1.

cellules épithéliales. Bien qu'il ne s'agisse pas de différences absolument caractéristiques, on reconnaît en général, assez bien, ces deux sortes de mitoses : les mitoses épithéliales montrent des chromosomes plus longs, moins serrés, dans un corps protoplasmique clair; dans les lymphocytes, au contraire, la figure nucléaire est plus compacte, et le corps protoplasmique prend les couleurs basiques.

Au dix-huitième jour, les phénomènes de migration ont atteint une grande intensité et sont encore très faciles à observer. Du dix-huitième au vingt et unième jour, la transformation lymphoïde, plus avancée, rend les figures plus denses et moins claires. Au dix-huitième jour, les grosses cellules lymphoïdes dominent encore; on les reconnaît aux réactions

basophiles et aux contours amiboïdes de leur protoplasme. Souvent, vers l'extrémité d'un prolongement pseudopodique, on voit de petites masses arrondies, d'apparence protoplasmique, qui se colorent comme le prolongement. Maximoff (1912) qui a vu de pareils faits dans le thymus des Sélaciens, les a interprétés comme le résultat d'une fragmentation, d'une clasmatose. J'ai eu l'occasion de montrer, *in vitro*, la réalité de cette clasmatose.

C'est à partir du dix-huitième jour que commencent à apparaître les petits lymphocytes. Ils proviennent des divisions des gros lymphocytes dans l'intérieur du follicule et aussi de la pénétration des petits lymphocytes formés dans le tissu conjonctif voisin. Ils diffèrent des premiers par leur taille plus petite, leur protoplasme moins abondant et leur noyau sans nucléole à réseau chromatique plus serré et plus régulier.

Pendant cette évolution, il est des cellules épithéliales que la liquéfaction du ciment intercellulaire libère complètement de leurs attaches aux cellules voisines et qui prennent un aspect globuleux. Ce fait peut sembler en faveur de l'origine épithéliale des lymphocytes, et il oblige à quelques réserves, car il est difficile d'affirmer que les cellules épithéliales ne peuvent participer à la formation des cellules lymphoïdes. Je ne pense pas pourtant que les cellules épithéliales rondes se soient transformées en cellules lymphoïdes, car beaucoup d'entre elles présentent des altérations nucléaires et les autres ne tardent pas à reprendre leur place et leur aspect caractéristique.

Les cellules épithéliales n'ont donc pas disparu : elles se sont prêtées à l'envahissement du nodule par les cellules lymphoïdes mobiles venues du mésenchyme. Ces deux espèces de cellules se sont adaptées l'une à l'autre et ont formé une sorte de symbiose; dans ce tissu nouveau, *lympho-épithélial*, cellules lymphoïdes et cellules épithéliales continuent à se multiplier par karyokinèse.

Ce bourgeon épithélial rapidement envahi par les lymphocytes constitue seulement la portion centrale, médullaire, du follicule définitif. Dans les derniers jours de l'incubation, le mésenchyme, au contact de la basale, s'épaissit, prend un

aspect lymphoïde et vascularisé. C'est la substance corticale, formée entièrement par le mésenchyme et dans laquelle les lymphocytes, comme dans le tissu lymphoïde ordinaire, seront plongés dans une trame conjonctive.

A partir de ce moment, l'augmentation de volume de la substance médullaire est surtout due à la mitose des cellules lymphoïdes; la migration n'est plus nécessaire et elle n'est plus qu'un phénomène accessoire.

Les faits sont les mêmes chez le Canard. Les bourgeons



Fig. LXI. — *Embryon de Canard du 21e jour.* — Ébauche folliculaire épithéliale. Grossissement de 400/1.

épithéliaux apparaissent vers le dix-huitième jour. Ici, le bourgeon épithélial primitif, tout en s'enfonçant dans le tissu conjonctif, fait fortement saillie dans la cavité de la bourse. Il forme comme une sorte de panache au sommet d'une évagination de la muqueuse, de sorte qu'une section de la bourse, intéressant ces saillies dans différentes directions, on trouve sur les coupes, vers le dix-huitième ou vingtième jour, un grand nombre de nodules épithéliaux absolument libres et détachés.

Ces rapports ne tardent pas à se modifier de telle sorte que le follicule définitif est complètement inclus dans la muqueuse. Le panache épithélial diminue de hauteur et de

volume, mais il est encore reconnaissable au niveau du point ou le revêtement épithélial est en continuité avec la substance médullaire.

Chez le Pigeon, la formation des follicules présente aussi quelques particularités. Ici, il n'y a pas de plis réguliers. Comme le montre la Figure LXIII, la cavité bourgeonne



Fig. LXII. — *Embryon de Canard du 26e jour.* — Coupe de la bourse passant par un bourgeon épithélial en train de subir la transformation lymphoïde. Remarquer le panache épithélial libre et la zone bordante. — Grossissement de 440/1.

comme une glande en grappe et se ramifie. Si vers le quinzième jour de l'incubation on examine une de ces ramifications terminales, qui ressemble à celle d'une glande en développement, on voit que chacun des culs-de-sac terminaux se renfle et que sa paroi épithéliale s'épaissit. Chacun de ces renflements terminaux correspond à un follicule épithélial. C'est dans les deux ou trois derniers jours de l'incubation (quinzième au dix-

huitième jour) que commence la migration des lymphocytes et la transformation lymphoïde. L'aspect de la bourse du Pigeon, du quinzième au dix-huitième jour de l'incubation, absolument identique à celui d'une ébauche glandulaire, montre bien la signification des bourgeons épithéliaux que nous avons étudiés chez le Poulet et le Canard : ce sont des ébauches de ramifications glandulaires arrêtées dans leur développement et subissant



Fig. LXIII. — *Embryon de Pigeon du 15e jour.* — Coupe de la bourse. Apparition des ébauches folliculaires sous forme de bourgeons épithéliaux et de culs-de-sac glandulaires à parois épaisses. — Grossissement de 410/1.

alors la transformation lymphoïde. Au dix-huitième jour, qui correspond au jour de l'éclosion, on voit apparaître les premières traces de la substance corticale du follicule.

Chez le Serin, la structure de la bourse est la même que chez le Pigeon et le mode de formation des follicules épithéliaux est analogue; mais à ce stade, la bourse est encore très petite, les ramifications terminales se tassent les unes contre les autres, sans interposition d'espaces conjonctifs; elles paraissent même se souder les unes aux autres, en beaucoup de points, de sorte qu'au moment de l'éclosion, la coupe donne l'impression, non d'une glande ramifiée comme chez le Pigeon, mais d'une glande

réticulée, d'un réseau irrégulier de boyaux épithéliaux. Y a-t-il vraiment fusion? Cela est difficile à affirmer. En tous cas, l'aspect est très passager. La bourse augmente rapidement de volume et, dès le huitième jour après l'éclosion, l'aspect est tout différent : on observe une cavité centrale qui bourgeonne, et à chacun des petits culs-de-sac terminaux est appendu un follicule épithélial bien formé dans lequel la migration des lymphocytes a déjà commencé avec activité.

La manière dont les bourgeons épithéliaux se transforment



Fig. LXIV. — *Serin âgé de 8 jours.* — Coupe transversale de la bourse. — Grossissement de 25/1.



Fig. LXV. — *Serin âgé de 2 mois.* — Coupe transversale de la bourse. — Grossissement de 25/1.

en follicules lymphoïdes a été diversement comprise. Mais tous les auteurs jusqu'ici ont admis que les cellules épithéliales se transformaient en lymphocytes. Pour **Retterer** (1885), les cellules épithéliales du nodule primitif se transforment directement en petites cellules lymphoïdes; le tissu conjonctif voisin pénètre secondairement le follicule dont il forme la trame. **Retterer** (1910) a admis, dans une communication plus récente, que le tissu conjonctif de tout le follicule était formé par les cellules épithéliales, comme les cellules lymphoïdes. « Le cortex des follicules de la bourse est également de provenance épithéliale » (**Retterer**, 1913). Pour **Retterer**, la substance

médullaire devient réticulée et vasculaire. De plus, la couche basilaire ou profonde du bourgeon épithélial produit, dès le début du développement, des assises cellulaires qui se transforment en tissu lymphoïde contenant tissu conjonctif, lymphocytes et vaisseaux. Ici, comme dans les follicules clos du tube digestif, tous les éléments sont, pour Retterer, formés par le bourgeon ou l'invagination épithéliales.

Gallen (1871), Stieda (1880), Wenckebach (1888), Schumacher (1903) ont soutenu, avec beaucoup plus de raison, que le bourgeon épithélial primitif forme seulement la substance médullaire. Pour Wenckebach, les petites cellules lymphoïdes de la substance médullaire dérivent directement du bourgeon épithélial, comme les cellules à protoplasme large et ramifié qui forment la trame du tissu. Il n'y a jamais de pénétration entre les deux substances. L'une est purement épithéliale, l'autre purement mésenchymateuse. Nous avons vu, au contraire, que si la substance corticale est purement mésodermique, comme l'ont bien compris Stieda et Wenckebach, la substance médullaire est formée à la fois par le tissu épithélial primitif qui sert de charpente aux lymphocytes secondairement pénétrés. La basale qui sépare les deux substances est constante et fixe; aucun vaisseau, aucun bourgeon conjonctif ne pénètre de la corticale dans la médullaire, mais cette basale ne constitue pas une barrière pour les lymphocytes migrateurs qui la traversent avec la plus grande facilité. La substance médullaire est *lympho-épithéliale*. Cette manière de voir est confirmée par l'étude de l'involution et par la régénération après l'involution.

Mouvements amiboides des petites cellules des follicules

Les faits que nous venons d'étudier sont en faveur d'une immigration de cellules lymphoïdes dans le bourgeon épithélial médullaire qui constitue ainsi, par l'association des deux sortes d'éléments, un tissu lympho-épithélial. Si les petites cellules des follicules sont bien des cellules lymphoïdes, elles doivent posséder une certaine mobilité. Déjà sur les coupes, la forme irrégulière, lobulée, que présente souvent leur corps protoplas-

mique, est en faveur de leur amiboïsme ; mais cette propriété n'a jamais été directement constatée[1].

Le même problème se pose pour le thymus, pour lequel certains auteurs ont soutenu l'origine épithéliale des petites cellules et même leur nature épithéliale; ce serait donc ainsi, pour certains, des cellules tout à fait différentes des lymphocytes ordinaires. Mais pour le thymus, il existe déjà des expériences positives : **Hammar**, en 1907, a montré la mobilité des petites cellules dans le thymus de la Grenouille dissocié dans l'humeur aqueuse. Je ne connais aucune observation concernant les Vertébrés à sang chaud.

J'ai choisi de jeunes Poulets venant d'éclore et chez lesquels la substance corticale des follicules de la bourse de Fabricius est encore peu développée. En dissociant les follicules, on a chance d'observer, en majorité, des lymphocytes de la substance médullaire. Ayant recueilli dans une pipette le sang d'un de ces animaux, on attend que le sérum ait transsudé; on sacrifie alors un autre animal, et, ouvrant la bourse de Fabricius avec de fins ciseaux, on enlève un petit fragment de la portion saillante de l'un des plis lymphoïdes. Prélevé ainsi, le fragment contient surtout des follicules et relativement peu de mésenchyme intermédiaire, ce dont on peut s'assurer, du reste, par un examen extemporané au miscroscope. Le fragment est déposé dans une goutte de sérum, dans une chambre humide, et rapidement dissocié avec des aiguilles. On recouvre d'une lamelle, on lutte la préparation et on la porte sous l'objectif, dans une platine chauffante dont la température est progressivement portée jusqu'à 37 à 40 degrés.

Dans une pareille préparation, un grand nombre de lympho-

1. **Retterer** voit là une objection contre la théorie de l'immigration : « Ceux qui invoqueut l'amiboïsme des lymphocytes hématogènes pour expliquer leur présence dans l'épithélium ont jusqu'à présent négligé de nous indiquer la technique dont ils se sont servis pour constater la marche des lymphocytes par mouvements amiboïdes » (**Retterer et Lelièvre**. *Comptes rendus de la Soc. de Biologie*, 25 janvier 1913. p. 184). Il est vrai que **Retterer**, non seulement rejette l'amiboïsme des lymphocytes, en général, mais nie même qu'il ait été jamais observé : « Jamais observateur n'a pu constater, sur le lymphocyte vivant ou frais, de déformation ni de mouvements amiboïdes » (**Retterer**, *Comptes rendus de la Soc. de Biologie*, 16 janvier 1909, p. 80). Ces mouvements existent pourtant et ont été vus et décrits dans le sang, la lymphe et les ganglions.

cytes se trouvent dissociés dans le sérum. A partir de 25 degrés, leurs mouvements commencent à apparaître avec la plus grande évidence; à partir de 35 degrés, ils sont généralisés au plus grand nombre de ces cellules. Ce sont des changements de forme lents, des allongements, des rétractions, avec émission de pseudopodes, mais en général courts et épais. Ces mouvements, pourtant très faciles à observer, sont beaucoup moins vifs et moins étendus que ceux des leucocytes granuleux du sang et du tissu conjonc-

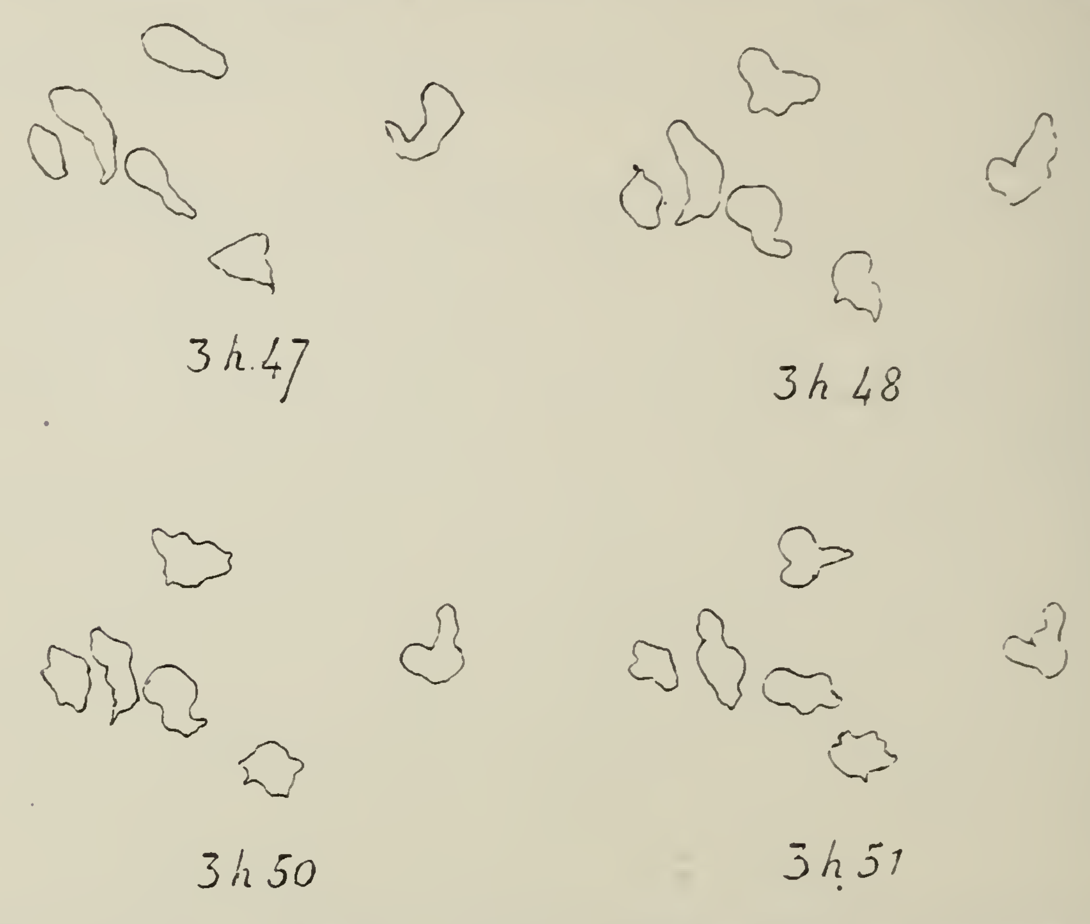


Fig. LXVI. — *Poulet éclos depuis 48 heures.* — Bourse de Fabricius. Follicules dissociés dans le sérum sanguin. Mouvements de six lymphocytes contigus, observés à la température de 35°. — Grossissement de 500/1.

tif que l'on distingue très bien dans la même préparation, mais qui sont naturellement beaucoup plus rares. Les déformations des lymphocytes sont moins variées : on n'observe pas d'émission de longs pseudopodes en aiguilles, et le mouvement de translation est peu considérable. Tous ces caractères sont ceux des mouvements des lymphocytes, comme j'ai eu l'occasion de le montrer à plusieurs reprises pour les lymphocytes du sang, de la lymphe et des ganglions (Jolly, 1902 et 1903). Ils rappellent aussi les mouvements lents de certains myélocytes (Jolly, 1901 et 1902).

Le plus grand nombre des lymphocytes sont ici mobiles; il

est donc vraisemblable que ceux de la substance médullaire,

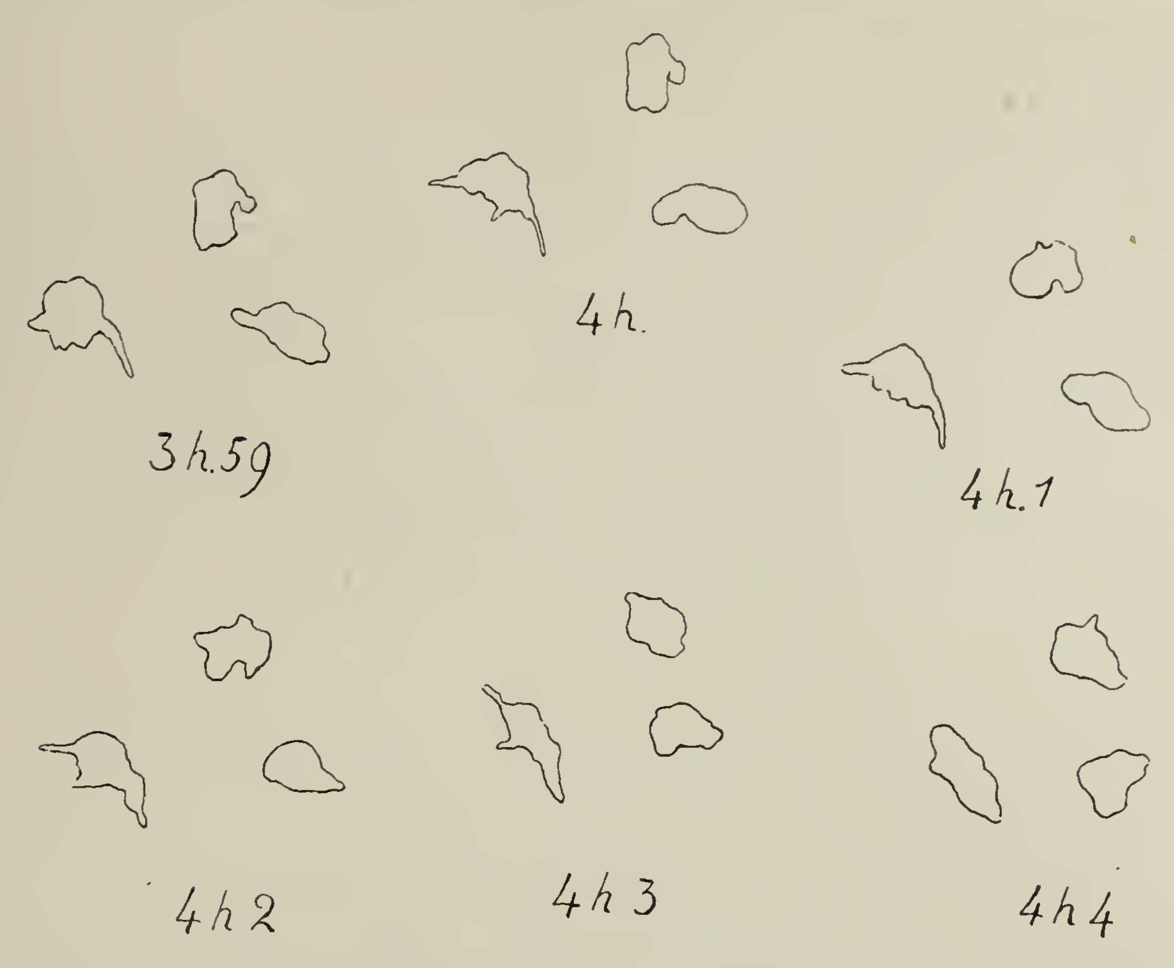


Fig. LXVII. — *Poulet âgé de 2 jours.* — Bourse de Fabricius. Follicules dissociés dans le sérum sanguin. Mouvements de trois lymphocytes contigus observés à la température de 37°. — Grossissement de 500/1.

comme ceux de la substance corticale, possèdent cette propriété.

Si ces expériences ne résolvent pas encore le problème de

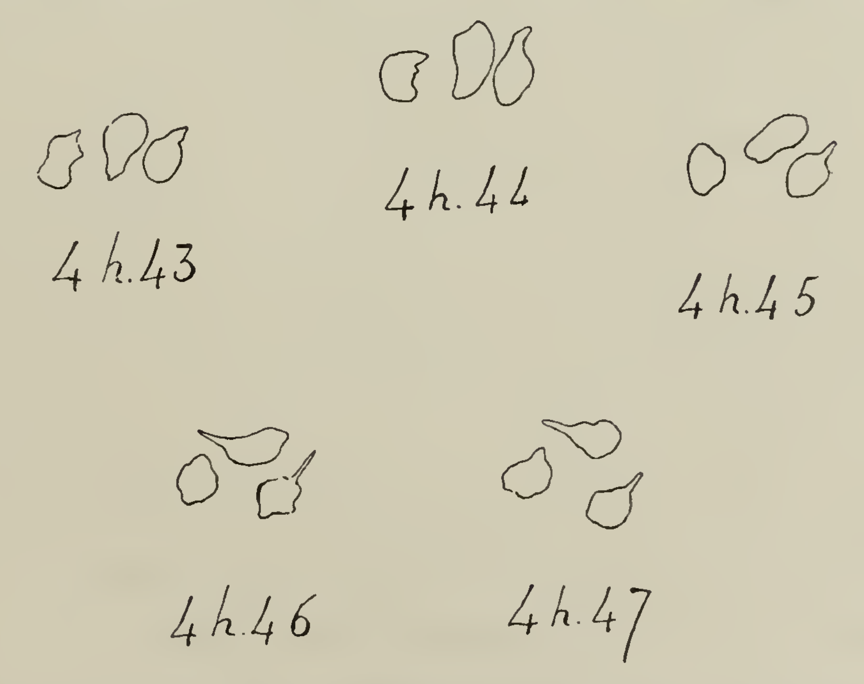


Fig. LXVIII. — *Poulet âgé de 2 jours.* — Thymus dissocié dans le sérum sanguin. Mouvements de trois lymphocytes contigus observés à la température de 37°. — Grossissement de 500/1.

l'origine des petites cellules des bourgeons épithéliaux, elles sont nettement en faveur de leur nature lymphoïde et en faveur

de l'immigration; en tous cas, on ne peut plus objecter, comme Retterer, à l'idée de l'immigration, l'absence d'amiboïsme des lymphocytes.

Dans le sérum sanguin de ces jeunes Poulets, j'ai dissocié, de même, des lobules thymiques, et j'ai pu constater l'amiboïsme de leurs petites cellules. Les lymphocytes thymiques étaient plus petits et moins vifs que ceux de la bourse de Fabricius; les mouvements n'existaient que sur un plus petit nombre de cellules. En tous cas, j'ai pu confirmer ainsi, chez les Vertébrés à sang chaud, le fait qui avait été montré par Hammar pour le thymus de la Grenouille.

Foyers hématopoïétiques de la bourse de Fabricius.

La substance corticale, seule vascularisée, est tout entière constituée par du tissu lymphoïde à charpente conjonctive, et elle coiffe le bourgeon lympho-épithélial. Elle n'apparaît distincte que dans les derniers jours de l'incubation. Les lymphocytes y présentent des mitoses. Dans la substance médullaire, les mitoses claires épithéliales et les mitoses lymphoïdes, petites et foncées, se reconnaissent pendant les premiers temps de la croissance du follicule; les cellules lymphoïdes ne tardent pas à prédominer, et bientôt, le plus grand nombre des mitoses que l'on observe appartiennent à des cellules lymphoïdes.

L'existence de ces phénomènes de multiplication cellulaire nous permet de penser, par comparaison avec ce qui se voit dans d'autres organes, que probablement le tissu lymphoïde des follicules de la bourse de Fabricius livre à la circulation sanguine et à la circulation lymphatique, des lymphocytes. Mais de plus, chez le Poulet, pendant l'évolution de la bourse, on peut observer dans le mésenchyme qui sépare les follicules, la formation de leucocytes granuleux et d'hématies.

Dès le dixième ou le douzième jour de l'incubation, chez l'embryon de Poulet, au moment où se forment les premiers plis, et à un stade qui précède immédiatement l'apparition des premiers bourgeons épithéliaux, le mésenchyme de la bourse présente des changements remarquables. Les cellules lym-

phoïdes y apparaissent en grand nombre; beaucoup d'entre elles, comme nous l'avons vu, s'accumulent au voisinage de l'épithélium. Ces cellules lymphoïdes semblent surtout se former directement aux dépens des cellules mésenchymateuses étoilées qui subissent un mouvement de contraction, suivant un mécanisme qui a été bien décrit et figuré par **Dantschakoff** (1909), dans le tissu conjonctif embryonnaire des Oiseaux et par **Maximoff** (1909) chez les Mammifères. C'est là un phénomène qui paraît général pendant la vie embryonnaire, comme j'ai pu le vérifier chez l'embryon du Poulet et chez l'embryon du Lapin.

Parmi ces cellules lymphoïdes qui infiltrent alors le mésenchyme de la bourse, il existe des leucocytes à granulations acidophiles. Un certain nombre de ces leucocytes granuleux ont un noyau polymorphe, ordinairement en forme de bissac; ce sont là des leucocytes analogues à ceux du sang, représentant chez les Oiseaux, la cellule migratrice, correspondant à la fois aux polynucléaires et aux éosinophiles des Mammifères. Mais d'autres cellules granuleuses, plus volumineuses, contiennent un gros noyau vésiculeux avec un ou plusieurs nucléoles vrais; ces cellules rappellent absolument les myélocytes granuleux; un certain nombre présentent des phénomènes de mitose. Enfin, on observe des cellules lymphoïdes à gros noyau clair contenant un nucléole, et dont le protoplasme, nettement basophile, ne porte pas de granulations ou porte quelques granulations acidophiles seulement.

Il est donc bien certain que des cellules éosinophiles se forment ici sur place, dans le mésenchyme de la bourse, et la preuve en est donnée par l'existence de mitoses et de formes intermédiaires.

Ces phénomènes se voient mieux les jours suivants; ils atteignent leur apogée vers le dix-huitième jour, et, à ce moment, et dans les derniers jours de l'incubation, ils sont si accentués que le tissu conjonctif des plis contient des groupes énormes de cellules éosinophiles, comme on en voit dans la moelle osseuse et aussi dans la rate embryonnaire chez l'embryon du Poulet (Pl. XVII, fig. 9).

Le tissu conjonctif de la bourse de Fabricius ne participe pas

seulement à la fabrication des leucocytes granuleux. Il forme aussi des hématies. A un moment où le sang de la circulation générale ne contient pour ainsi dire plus d'érythroblastes ni de mitoses, pendant les derniers jours de l'incubation, on peut observer, dans le mésenchyme de la bourse, des groupes, des amas de jeunes globules rouges à noyau sphérique, à cytoplasma peu chargés d'hémoglobine, semblables à ceux qu'on voit à un stade antérieur, dans l'aire vasculaire; ils présentent des mitoses. Quelquefois, on voit les cellules mésenchymateuses voisines, former autour de ces groupes comme une ébauche de cavité vasculaire, par un mécanisme très voisin de celui qu'on observe dans l'aire vasculaire. **Maximoff** (1909), qui a observé des faits analogues dans le mésenchyme du jeune embryon de Lapin, ne croit pas que les globules rouges ainsi formés puissent arriver dans la circulation générale; il pense qu'ils sont destinés à dégénérer sur place. Je ne veux pas trancher la question; mais je n'ai pas vu nettement ici de phénomènes de dégénérescence.

En admettant que ces nouvelles hématies arrivent dans la circulation générale, il est certain que cette contribution de la bourse à l'hématopoïèse est petite et accessoire; mais le fait est intéressant, parce qu'il montre bien que la fonction hématopoïétique est une fonction générale du tissu conjonctif embryonnaire.

Les phénomènes que nous venons de décrire, formation de leucocytes granuleux et d'hématies, peuvent s'observer encore au moment de l'éclosion; mais, à partir de cette époque du développement, ils s'atténuent rapidement et disparaissent pendant les premiers jours de la vie extra-ovulaire. Ces phénomènes ne semblent pas appartenir à toutes les espèces d'Oiseaux; je les ai recherchés sans succès dans l'embryon du Canard et dans l'embryon du Pigeon. Ils m'ont paru, au contraire, absolument constants chez le Poulet. J'ai pu aussi les mettre en évidence, mais beaucoup plus atténués, chez l'Épervier.

Ces foyers hématopoïétiques ne sont pas particuliers au mésenchyme de la bourse. A partir du sixième jour de l'incu-

bation, chez le Poulet, on peut en observer de semblables, en différents points du corps, comme l'a montré **Dantschakoff** (1909) et comme j'ai pu le vérifier; mais je ne les ai jamais trouvés aussi abondants qu'ils ne le sont vers le dix-huitième jour dans la bourse et dans la rate. A ce moment, la moelle osseuse existe déjà comme organe formateur du sang, mais son rôle n'est qu'ébauché; ces foyers multiples suppléent à son effort. Il est juste de rappeler que, jusqu'à ce stade, le sac vitellin reste encore le foyer principal de la formation du sang.

La plupart des cellules lymphoïdes à noyau arrondi qui, dans le mésenchyme de la bourse, fabriquent des granulations acidophiles, sont des cellules rappelant absolument l'aspect des myélocytes (myélocytes à protoplasme homogène de **Van der Stricht**, **Jolly**, myélocytes basophiles de **Dominici**, gros lymphocytes de **Dantschakoff**, **Maximoff**, **Weidenreich**). On en trouve toujours un certain nombre, cependant, qui par leur taille plus petite, l'aspect de leur noyau, plus réduit, plus riche en basi-chromatine, rappellent les lymphocytes. Dans ces cellules aussi, on peut voir, progressivement, des grains acidophiles se former et s'accumuler. Pareil fait a été déjà montré en divers objets par **Weidenreich** (1905 et 1912), **Dominici** (1909), **Dantschakoff** (1909), **Maximoff** (1910), **P. Weill** (1913), etc.

Certaines étapes de l'évolution habituelle peuvent être sautées. Le stade de grosse cellule semblable aux myélocytes est en général, dans l'hématopoïèse, une phase de maturation destinée à préparer des mitoses; c'est du moins l'interprétation la plus logique des faits, surtout quand on les compare à ceux que nous connaissons d'une manière précise dans les cellules sexuelles. Mais ce n'est pas une évolution nécessaire.

Des foyers hématopoïétiques comparables à ceux que j'ai observés dans la bourse de Fabricius ont été décrits dans la thymus par divers auteurs; par **Ghika** (1901), **E. Weil** (1901) dans des thymus pathologiques, par **Maximoff** (1909) dans le thymus embryonnaire du Lapin, du Rat et du Chat; par **Regaud et Crémieu** (1911 et 1913) dans le tissu conjonctif périlobulaire du thymus du Chat après l'action des rayons de Rœntgen, par **Weidenreich** (1912) et **P. Weill** (1913) dans le thymus du Rat

Octobre 1915.

et de l'Homme. Ces différents auteurs ont observé, dans le thymus, des foyers de myélocytes granuleux. **P. Weill** a figuré des mitoses très nettes de ces cellules. **Regaud et Crémieu** ont observé, de plus, des foyers de globules rouges nucléés et même des mégacaryocytes[1].

VIII. — INVOLUTION DE LA BOURSE DE FABRICIUS

La bourse de Fabricius est un organe transitoire, comme on le sait depuis longtemps. Elle n'existe, en effet, que chez les jeunes individus, et on ne la trouve plus chez les adultes. Il n'est pas impossible qu'elle persiste chez quelques espèces, mais le fait n'a pas encore été observé et il est peu probable. Chez toutes les espèces examinées, elle disparaît. Chez nos espèces domestiques en particulier, les seules qui aient pu être encore bien étudiées au point de vue de l'âge et de l'évolution, l'atrophie de la bourse est constante. Nous appellerons *involution* l'ensemble des phénomènes régressifs et atrophiques qui précèdent la disparition de l'organe. Différentes causes pathologiques ou physiologiques même peuvent produire une involution prématurée, de sorte que, à côté de l'involution physiologique, due à l'évolution normale de l'organisme et qui est, comme nous le verrons, définitive, il faut distinguer une involution accidentelle, prématurée, que l'on peut reproduire par l'expérimentation, et qui n'est pas toujours définitive.

Involution physiologique.

Chez nos espèces domestiques, l'involution de la bourse de Fabricius se produit dans le cours de la première année. Chez la Poule, la bourse atteint en général son complet développement au début du cinquième mois; à partir de cette époque, elle commence à diminuer de volume et de poids. Chez des

1. Les foyers hématopoïétiques décrits récemment dans le thymus du Veau par **Retterer et Lelièvre** (1913) concernent des faits absolument différents. Pour ces auteurs, il se forme dans la substance corticale du thymus des Mammifères, des hématies sans noyau directement aux dépens du noyau des lymphocytes qui subit la dégénérescence hémoglobique. Il est difficile d'accepter sans réserves une pareille théorie que **Retterer** soutient en toutes occasions sans tenir compte des objections qu'on peut lui faire.

Poulets de sept à huit mois, elle est réduite à un petit organe conique de 1 à 2 centimètres de long, dur, scléreux, dont le sommet effilé est supporté par un long et mince pédicule vasculaire; sur chaque face latérale, il existe ordinairement une petite éminence conique munie également d'un mince pédicule vasculaire. Chez des Poulets de neuf à dix mois, toute trace de la bourse a en général disparu. Cependant, si l'on dissèque avec attention le tissu conjonctif dans la région de l'implantation de la bourse au cloaque, on peut souvent mettre en évidence un petit saccule de quelques millimètres de hauteur, à parois minces, à sommet arrondi, qui a l'aspect extérieur et les dimensions de la bourse de l'embryon vers le dix-huitième jour de l'incubation. La cavité de ce sac minuscule communique avec le cloaque; c'est un diverticule cloacal postérieur, formé aux dépens du pédicule de la bourse; mais, comme nous le verrons plus loin, sa paroi a la structure de la muqueuse cloacale et n'a pas la structure de la bourse. Ce diverticule, inconstant, peut persister longtemps, surtout chez la Poule.

Chez le Canard, l'involution de la bourse est à peu près la même, un peu plus tardive et plus lente cependant que chez le Poulet. Le maximum de développement est atteint vers le quatrième mois; la bourse a ordinairement disparu à la fin de la première année; on peut la retrouver à l'état de petit organe scléreux, conique, effilé, au début de la deuxième année et même plus tard.

Chez le Pigeon, l'involution est au contraire, un peu plus précoce; la bourse est à son maximum de développement vers l'âge de deux mois et demi à trois mois. Son involution commence à ce moment.

Bien qu'il existe souvent des différences individuelles dans la précocité plus ou moins grande et la rapidité de l'involution, elles s'effacent beaucoup si l'on s'adresse à des animaux bien comparables, de même espèce, de même race et éclos au même moment. Elles s'effacent encore davantage si on prend des animaux placés dans des conditions identiques de nutrition et surtout si l'on tient compte de l'état de leur développement, en particulier, de l'état des glandes sexuelles.

Pou

NUMÉROS	AGE	POIDS DU CORPS	POIDS DE LA BOURSE	POIDS RELATIF	STRUCTURE DE LA BOURSE	POIDS DU THYMUS
		Grammes.	Grammes.			Grammes.
13	2 mois.	375	0.51	0.00147	Follicules bien développés, mais encore petits; substance corticale peu épaisse.	0.39
15	2 —	360	0.75	0.00208	Id.	0.43
37	3 —	400	0.77	0.00192	Follicules bien développés.	1.25
38	3 —	425	0.98	0.00230	Id.	1.10
23	3 —	850	2.32	0.00272	Maximum de développement des follicules.	1.92
7	4 —	1 278	3.94	0.00307	Id.	3.22
16	4 —	1 156	2.96	0.00256	Id.	2.73
17	4 —	1 195	3.25	0.00271	Id.	3.46
18	4 — 1/2	1 113	2.05	0.00184	Id.	2.32
19	4 — 1/2	1 117	2.50	0.00223	Id.	2.60
24	5 —	1 000	2.25	0.00225	Id.	1.43
25	5 —	1 020	2.15	0.00181	Id.	1.91
28	5 —	1 260	2.10	0.00166	Légers signes de début d'involution. Raréfaction commençant dans les follicules.	2.81
41	5 —	1 005	1.59	0.00158	Début de l'involution.	3.75
26	5 —	2 093	0.65	0.000310	Involuée et fibreuse.	4.87
27	5 —	1 928	0.69	0.000305	Id.	4.48
42	6 —	1 595	0.30	0.000188	Id.	1.75
12	6 —	1 800	0.14	0.000077	Id.	3.28
11	7 —	1 940	0.17	0.000087	Id.	3.24
20	7 —	2 180	0.35	0.000160	Id.	4.96
33	1 an	2 000	0.12	0.00006	Id.	2.50

lets.

POIDS RELATIF	STRUCTURE DU THYMUS	POIDS DE LA RATE	POIDS RELATIF	POIDS DES TESTICULES	STRUCTURE DES TESTICULES
0.00113	Aspect normal. Substance corticale peu épaisse.	0.31	0.00081	0.07	Épithélium séminal indifférent.
0.00119	Id.	0 43	0.00119	0.06	Id.
0.00312	Aspect normal, corticale bien développée.	0.55	0.00137	0.33	Id.
0.00258	Id.	0.46	0.00103	0.64	Id.
0.00225	Id.	1.75	0.00205	0.20	Id.
0.00251	Id.	1.78	0.00139	0.48	Id.
0.00236	Id.	1.30	0.00113	0.55	Id.
0.00289	Id.	1.06	0.00088	1.13	Épithélium séminal non différencié. Mitoses et synapsis.
0.00208	Id.	0.82	0.000736	1.40	Id.
0.00232	Id.	1.06	0.000918	3.10	Épithélium séminal déjà très différencié, mais pas de spermatozoïdes mûrs.
0.00143	Aspect normal, corticale peu épaisse.	1.40	0.00140	0.18	Epithélium séminal indifférent.
0.00181	Aspect normal, corticale bien développée.	1.10	0.00107	0.30	Id.
0.00223	Id.	1.45	0.00115	0.36	Id.
0.00373	Id.	»	»	3.80	Spermatozoïdes vivants dans le canal déférent. Spermatozoïdes mûrs dans les tubes testiculaires.
0.00232	Id.	2.31	0.00110	9.80	Id.
0.00232	Id.	2.29	0.00118	8.69	Id.
0.00109	Début net d'involution.	2.10	0.00131	9	Id.
0.00182	Aspect normal. Substance corticale peu épaisse.	2.10	0.00116	9.10	Id.
0.00166	Id.	2.70	0.00138	9.60	Id.
0.00227	Aspect normal, corticale bien développée.	3.12	0.00143	6.80	Id.
0.00125	Involution nette.	»	»	26	Id.

Poulets (*moyenne*).

AGE	POIDS	POIDS DE LA BOURSE	POIDS PAR GR. D'ANIMAL	POIDS DU THYMUS	POIDS RELATIF	POIDS DES 2 TESTICULES	ÉTAT DES TESTICULES
	Grammes.						
2 mois (2 individus).	367	0,63	0.00177	0.41	0.00116	0.065	Immatures.
3 mois (3 indiv.).	558	1.35	0.00231	1.42	0.00265	0.39	Id.
4 mois (3 indiv.).	1 209	3.35	0.00278	3.13	0.00258	0.72	Immatures. Spermatogenèse en préparation.
4 mois 1/2 à 5 mois (5 indiv.).[1]	1 102	2.51	0.00195	2.21	0.00197	1.06	Id.
5 mois (3 indiv.).	1 675	0.97	0.000731	4.36	0.00275	7.43	Matures.
6 mois (2 indiv.).	1 697	0.22	0.000132	2.51	0.00145	9.05	Id.
7 mois (2 indiv.).	2 060	0.26	0.000125	4.10	0.00196	8.20	Id.
12 mois (1 indiv.).	2 000	0.12	0.00006	2.50	0.00125	26 »	Id.

1. Comprenant les trois poulets de 5 mois immatures.

Relations de l'involution physiologique avec l'apparition de la maturité sexuelle.

L'involution de la bourse de Fabricius est, en effet, intimement liée au développement de la maturité sexuelle. Ces relations se voient d'une manière parfaitement évidente si, prenant des animaux d'âge connu, on détermine le poids absolu et le poids relatif de la bourse et le poids des testicules et si on fait des examens histologiques parallèles de ces organes. J'ai pu faire ces déterminations chez le Poulet. Le tableau que je donne ci-dessus résume l'observation de 21 Poulets mâles[1]. Un fait frappant se dégage de sa lecture : le maximum de développement

1. Tous sacrifiés en août et septembre, sauf celui de douze mois, sacrifié en avril. Chez tous ces animaux, les testicules ont été examinés histologiquement et les spermatozoïdes vivants recherchés dans les canaux déférents.

de la bourse de Fabricius se trouve chez les animaux de quatre mois, au début du cinquième mois de la vie par conséquent.

C'est à ce moment un organe du volume d'un petit œuf de Pigeon, qui pèse environ 3 grammes et mesure en chiffres ronds 30 millimètres de haut, 20 millimètres de large et 10 millimètres dans le sens antéro-postérieur. Les testicules sont encore très petits; chez certains individus, l'épithélium est à peine différencié; chez d'autres, on y observe une différenciation plus ou moins avancée; la spermatogenèse se prépare; mais il n'existe pas de spermatozoïdes mûrs, ni dans les canaux déférents, ni dans les tubes testiculaires. Chez les Poulets de 4 mois et demi à 5 mois, ces phénomènes de maturation s'accentuent, mais les testicules sont encore petits et il n'existe pas de spermatozoïdes mûrs. La bourse de Fabricius est encore fort bien développée, mais la moyenne des pesées donne cependant un chiffre un peu plus faible que précédemment; il n'existe pourtant aucun phénomène d'involution appréciable histologiquement.

Chez la plupart des Poulets de 5 mois, les testicules sont gros, la maturité sexuelle est survenue : des spermatozoïdes mûrs existent dans les voies génitales; on les trouve vivants et mobiles dans les canaux déférents. Chez tous ces animaux qui viennent d'arriver à maturité sexuelle, et chez eux seulement, la bourse de Fabricius est en pleine involution; elle est petite et déjà réduite à un organe partiellement fibreux et atrophié qui a à peine le volume d'un pois. Ce changement a été extrêmement rapide, de même que l'augmentation de volume des testicules, qui pèsent maintenant sept ou huit fois ce qu'ils pesaient le mois précédent.

Chez les Poulets de 6 à 7 mois, l'atrophie de la bourse est encore plus accentuée, les testicules pèsent environ 9 grammes. A partir de ce moment, on peut dire que la bourse n'existe plus en tant qu'organe, bien qu'on puisse encore en retrouver des traces chez des animaux âgés d'un an et plus, sous forme d'un petit cul-de-sac postérieur du cloaque, comme nous l'avons vu plus haut.

Le maximum de développement de la bourse de Fabricius se trouve donc exactement à un stade où les testicules sont petits

et immatures, mais où la spermatogenèse est en pleine préparation; le début de l'involution coïncide exactement avec l'apparition de la maturité sexuelle. Il n'est pas déraisonnable de supposer que la bourse de Fabricius donne à l'organisme des substances utilisées dans la crise sexuelle; c'est là une question que nous étudierons plus tard. Contentons-nous pour le moment de remarquer, d'après les chiffres donnés ici, que, au moment où

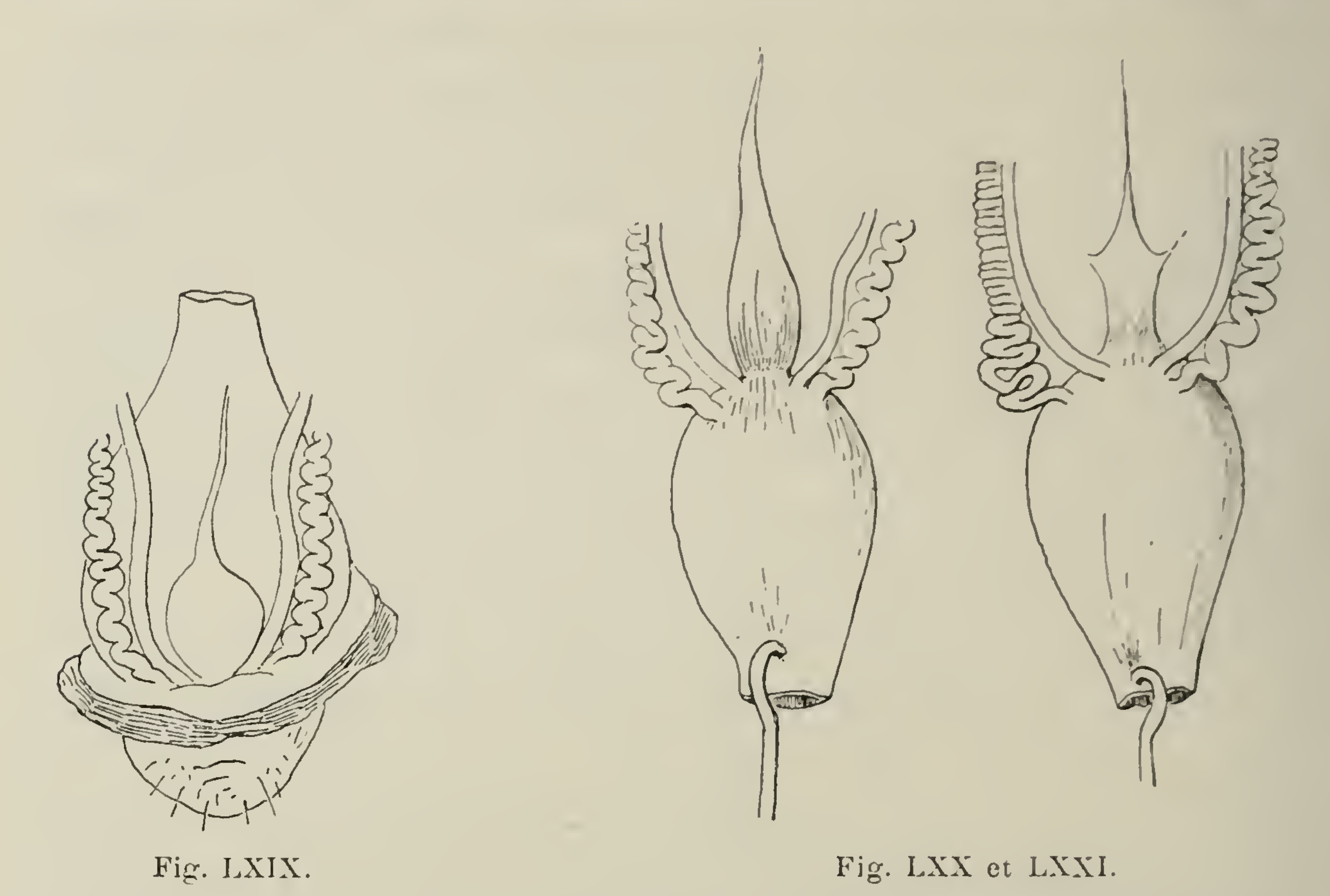


Fig. LXIX. Fig. LXX et LXXI.

Fig. LXIX. — *Poulet ♂ âgé de 6 mois.* — Face postérieure du cloaque montrant la bourse de Fabricius au début de son involution. De chaque côté, les uretères, et plus en dehors, les canaux déférents. — Grandeur nature.

Fig. LXX et LXXI. — *Poulets ♂ agés de 8 et de 9 mois.* — Bourse de Fabricius à deux degrés de son involution. Elle a été disséquée et détachée, avec les uretères et les canaux déférents, de la face postérieure de l'intestin terminal qui est érigné en bas. La bourse présente sa face antérieure. — Grandeur nature.

la maturité sexuelle apparaît et où la bourse involue, le thymus est au maximum de son développement et n'involue ensuite que très lentement et très irrégulièrement. L'involution de la bourse de Fabricius précède donc nettement celle du thymus. C'est là un fait sur lequel nous aurons à revenir. Les chiffres que je donne ici ne concernent que le Poulet; il y aura donc lieu de vérifier si ces relations existent aussi chez d'autres espèces et de voir s'il s'agit d'un fait général. Mais je suis porté à le croire, d'après mes dissections.

Mécanisme de l'involution.

L'étude des phénomènes histologiques de l'involution donne de précieux renseignements sur la structure et la signification des follicules. Ces phénomènes sont, d'une manière générale, les mêmes, chez les différentes espèces que nous avons examinées. Ils consistent essentiellement dans la disparition graduelle des lymphocytes et dans la réapparition de la structure



Fig. LXXII. Fig. LXXIII.

Fig. LXXII. — *Canard ♀ de 3 mois* — Bourse de Fabricius arrivée à son complet développement. — Coupe transversale.
Fig. LXXIII. — *Canard ♂ de 7 mois.* — Bourse de Fabricius en involution. Coupe transversale. Remarquer la diminution de volume des follicules. — Les deux figures au même grossissement de 7,5/1.

épithéliale embryonnaire des follicules. C'est chez le Canard qu'ils sont les plus intéressants à étudier, parce que chez cet animal, la couche bordante épithéliale qui limite la substance médullaire est particulièrement bien formée.

Chez un Canard de sept à huit mois, la bourse a encore, le plus souvent, un volume très appréciable : elle est cylindrique, et longue de 2, 3 ou 4 centimètres; mais son diamètre est nettement diminué et, au toucher, elle donne la sensation d'un corps dur et fibreux. Au microscope, les follicules paraissent plus

petits et déformés; beaucoup sont très allongés comme s'ils avaient subi un tassement latéral. La substance corticale, très

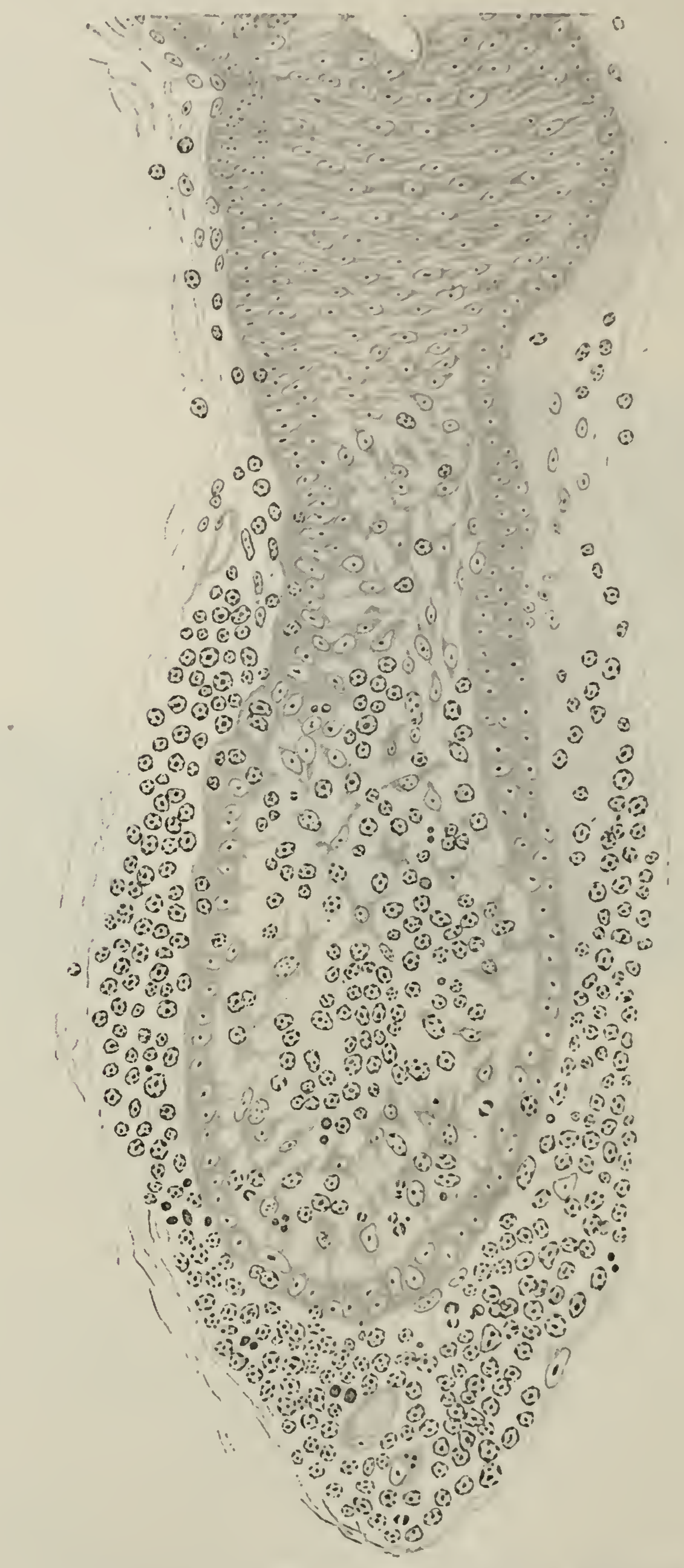


Fig. LXXIV. — *Canard ♂ âgé de 8 mois et demi.* — Bourse de Fabricius. Follicule en voie d'involution. On voit très nettement la constitution de la substance médullaire formée par un réticulum épithélial soutenant des lymphocytes et limitée par une zone bordante très régulière, qui se continue avec les cellules du revêtement de la cavité de l'organe. Remarquer la manière dont les cellules du réticulum reconstituent progressivement un épithélium régulier. — Grossissement de 550/1.

diminuée d'épaisseur, et creusée de portions claires, montre de nombreux lymphocytes en pycnose. Cette dégénérescence



Fig. LXXV. — *Canard ♂ âgé de 8 mois et demi.* — Même préparation que figure LXXIV. Follicule à un stade plus avancé de l'atrophie. La substance corticale est réduite à un petit nodule lymphoïde au contact du fond de la substance médullaire. Celle-ci ne contient plus de lymphocytes. Les cellules du réticulum se sont rapprochées et ont reconstitué un épithélium. La substance médullaire n'est plus qu'un bourgeon épithélial en continuité directe avec l'épithélium de revêtement ; une basale très épaissie la sépare du nodule lymphoïde qui constitue le seul vestige de la substance corticale. — Grossissement de 750/1.

atteint aussi les lymphocytes de la substance médullaire qui sont très raréfiés. Les cellules épithéliales, au contraire, sont épargnées ; par suite, le réticulum épithélial, de même que la zone bordante, si nette chez le Canard et formée de cellules cubiques régulièrement disposées, apparaissent avec une grande netteté (Fig. LXXIV).

Le follicule prend alors un aspect caractéristique qui démontre

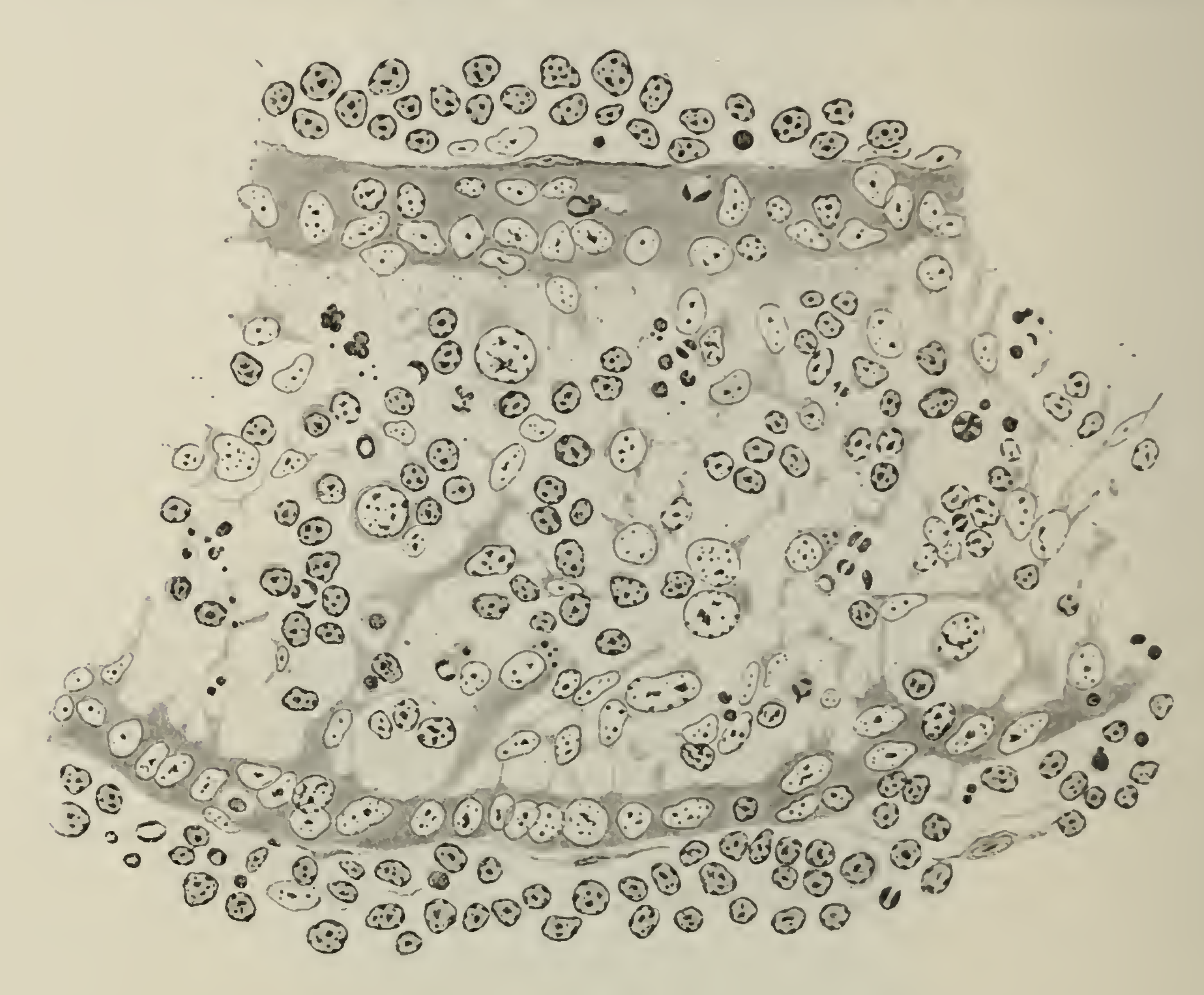


Fig. LXXVI. — *Canard ♂ de 8 mois et demi.* — Bourse de Fabricius en involution. Portion d'un follicule montrant la substance médullaire avec la zone bordante qui, sur la coupe, la limite de chaque côté. On voit nettement le réticulum épithélial. Les lymphocytes sont raréfiés et beaucoup sont en pycnose. — Grossissement de 750/1.

avec évidence sa véritable structure : le centre est formé par un nodule épithélial en continuité directe avec le revêtement épithélial de la cavité de la bourse. Cette continuité se voit avec la plus grande facilité. Ce nodule épithélial est encore entouré d'une mince zone lymphoïde, reste de la substance corticale. A l'intérieur de la substance médullaire, presque complètement privée de ses lymphocytes, les cellules épithéliales présentent encore l'aspect étoilé et sont anastomosées ; elles contiennent des restes de noyaux de lymphocytes qu'elles ont

phagocytés. Peu à peu, les prolongements se raccourcissent, les corps cellulaires se rapprochent, les cellules reconstituent un bourgeon épithélial absolument pur, qui diminue progressivement de hauteur. La substance corticale, réduite à un petit nodule basal, ne tarde pas à disparaître complètement (Fig. LXXV).

On voit donc, au cours de l'involution physiologique, réapparaître la structure primitive du follicule formé par la juxta-

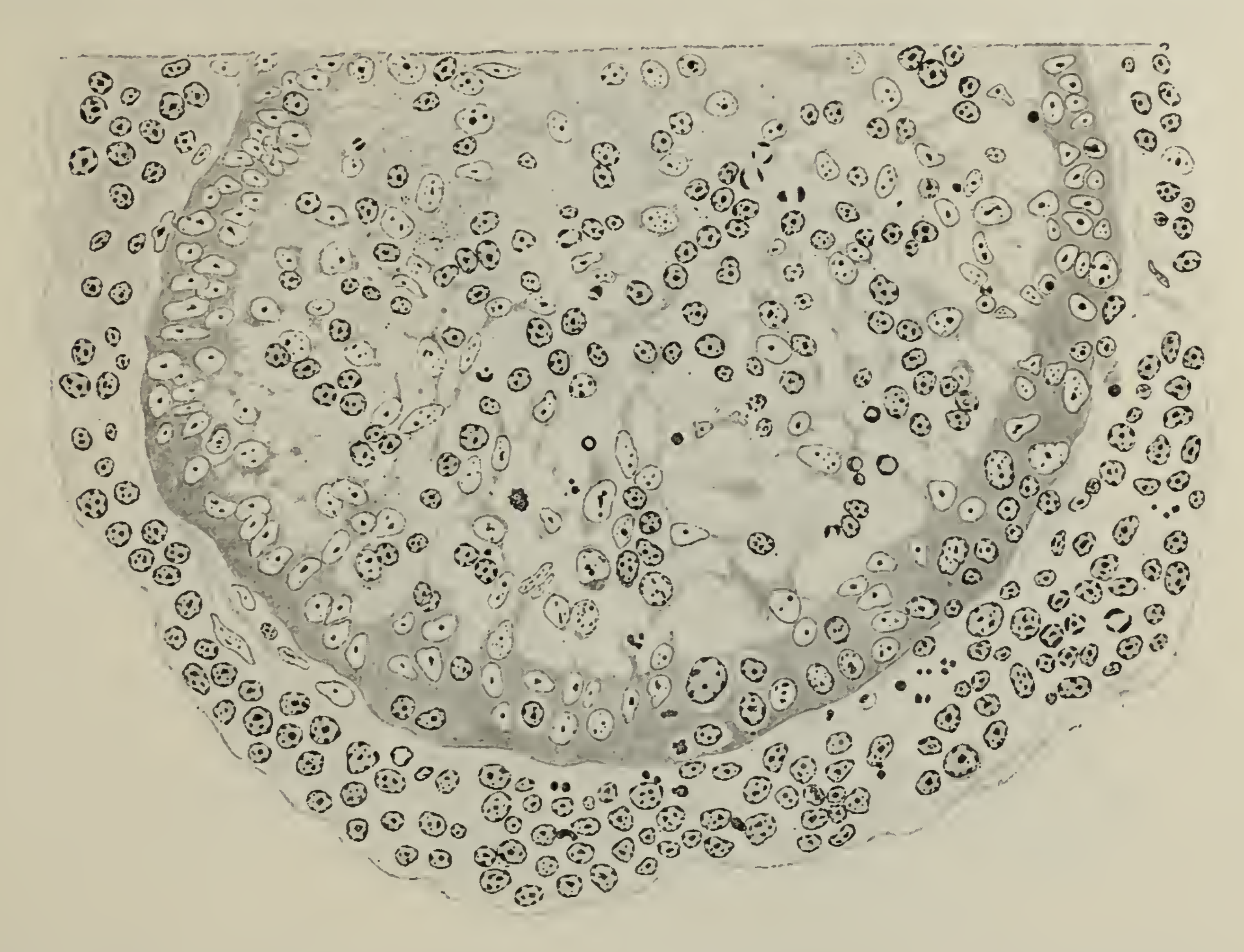


Fig. LXXVII. — *Canard ♂ de 8 mois et demi* — Bourse en involution. Fond d'un follicule. Substance corticale très diminuée d'épaisseur. Dans la substance médullaire, les lymphocytes sont extrêmement raréfiés et laissent apparaître avec la plus grande netteté la trame épithéliale reliée à la zone bordante. — Grossissement de 600/1.

position d'un bourgeon épithélial et d'un nodule lymphoïde. L'étude de l'involution confirme ainsi, d'une manière frappante, l'interprétation que nous avons donnée plus haut de l'histogenèse du follicule. Les deux substances sont différentes; les lymphocytes de la substance médullaire ont des réactions qui les distinguent des cellules épithéliales auxquelles ils sont accolés; ils peuvent disparaître seuls presque complètement, faisant apparaître à l'état de pureté la trame épithéliale délicate qui les soutient.

Dans cette trame cellulaire épithéliale, si évidente pendant

l'involution, on ne voit jamais ni vaisseaux ni fibrilles conjonctives. Si, comme le pense **Retterer**, vaisseaux et fibrilles conjonctives existaient dans la substance médullaire, on les retrouverait facilement pendant l'involution. On ne peut objecter qu'il s'agit ici d'une évolution très lente qui a permis leur disparition graduelle, car, dans l'involution rapide expérimentale, il en est absolument de même. Jamais on ne retrouve



Fig. LXXVIII. — *Poulet de 6 mois et demi.* — Coupe sagittale médiane du cloaque. *I*, intestin; *O*, orifice externe du cloaque; *F*, bourse de Fabricius involuée et fibreuse; on voit, au milieu du tissu fibreux, des restes de follicules; *C*, reliquat de la cavité de la bourse; elle forme un cul-de-sac revêtu par une muqueuse qui a la structure de la muqueuse cloacale. Toute cavité glandulaire a disparu dans l'intérieur de la bourse fibreuse. — Grossis 4 fois.

ni vaisseaux ni tissu conjonctif dans la substance médullaire: seuls, les lymphocytes sont unis à la trame épithéliale.

Pendant cette involution, les phénomènes de multiplication continuent longtemps; on peut encore observer des mitoses, aussi bien dans les cellules épithéliales que dans les lymphocytes, au milieu de nombreux noyaux en pycnose. Mais les mitoses des lymphocytes persistent plus longtemps dans la substance corticale que dans la substance médullaire; quant

aux mitoses épithéliales, elles n'existent guère que dans la couche bordante.

Le tissu lymphoïde, au fur et à mesure de sa disparition, est remplacé par du tissu fibreux. Cette transformation part du sommet de l'organe et progresse vers le cloaque. Elle suit les vaisseaux. Chez des Poulets de 7 à 8 mois, des Canards de 9 à 10 mois, la bourse est transformée en un organe dur, conique, à sommet effilé, qui à la coupe apparaît entièrement

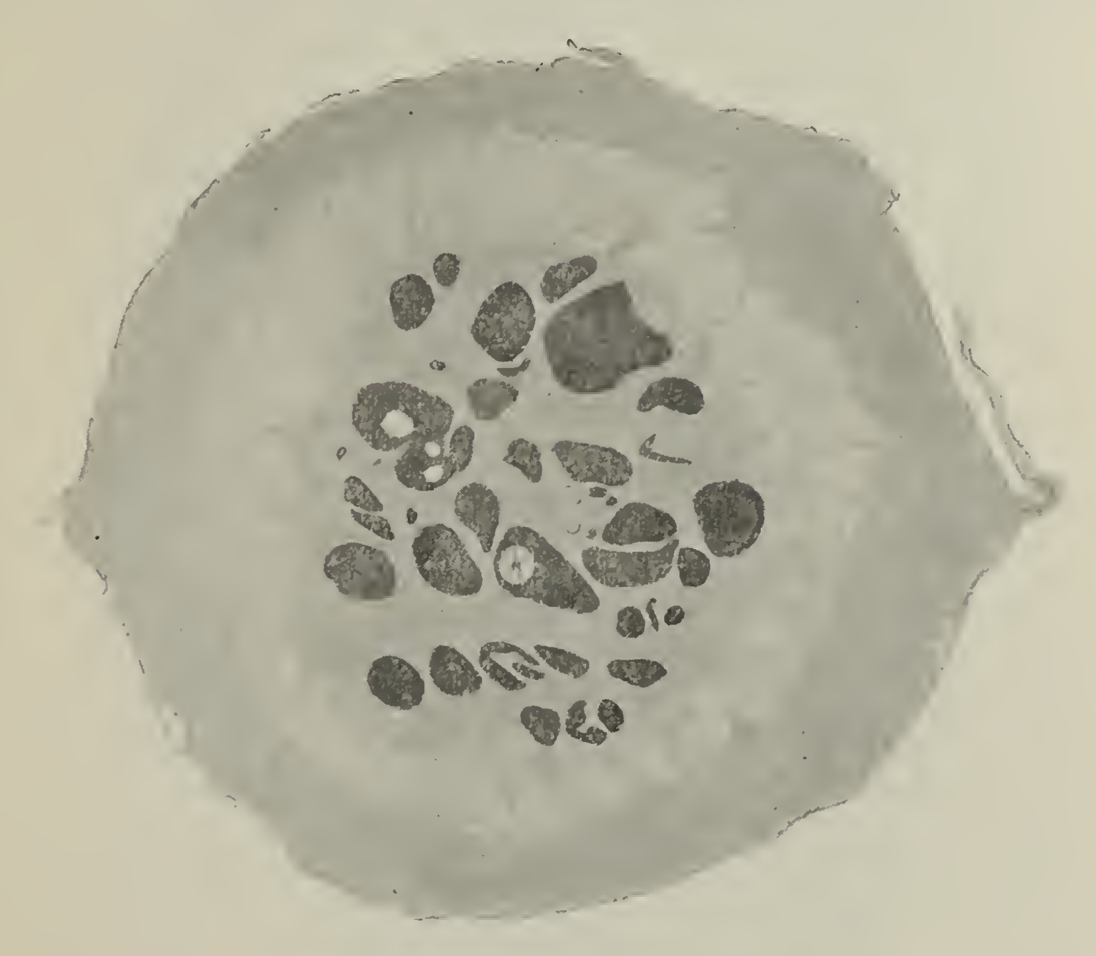


Fig. LXXIX. — *Poulet ♂ âgé de 7 mois.* — Coupe transversale de la bourse, involuée et fibreuse. Follicules isolés en train de disparaître. La cavité glandulaire n'existe plus. — Grossissement de 20/1.

fibreux. Dans le tissu fibreux, en plus de très nombreux vaisseaux et de fibres musculaires lisses, on voit des amas lymphoïdes qui, sur une coupe transversale, apparaissent souvent distribués avec régularité autour du centre de la coupe, où la cavité épithéliale n'existe plus. Beaucoup de ces amas lymphoïdes ne présentent plus trace de substance épithéliale; dans d'autres, le follicule est encore bien reconnaissable, mais il a subi une transformation remarquable : la portion épithéliale, définitivement séparée de l'épithélium cloacal, avec lequel elle n'a plus aucune continuité, et complètement isolée au milieu du tissu fibreux, se transforme en un petit kyste revêtu de cel-

lules cubiques ou aplaties, et rempli d'une substance hyaline; contre le kyste, on voit, appliqué en forme de croissant, un nodule lymphoïde, reliquat de la substance corticale.

Au fur et à mesure que l'organe s'atrophie du sommet vers la

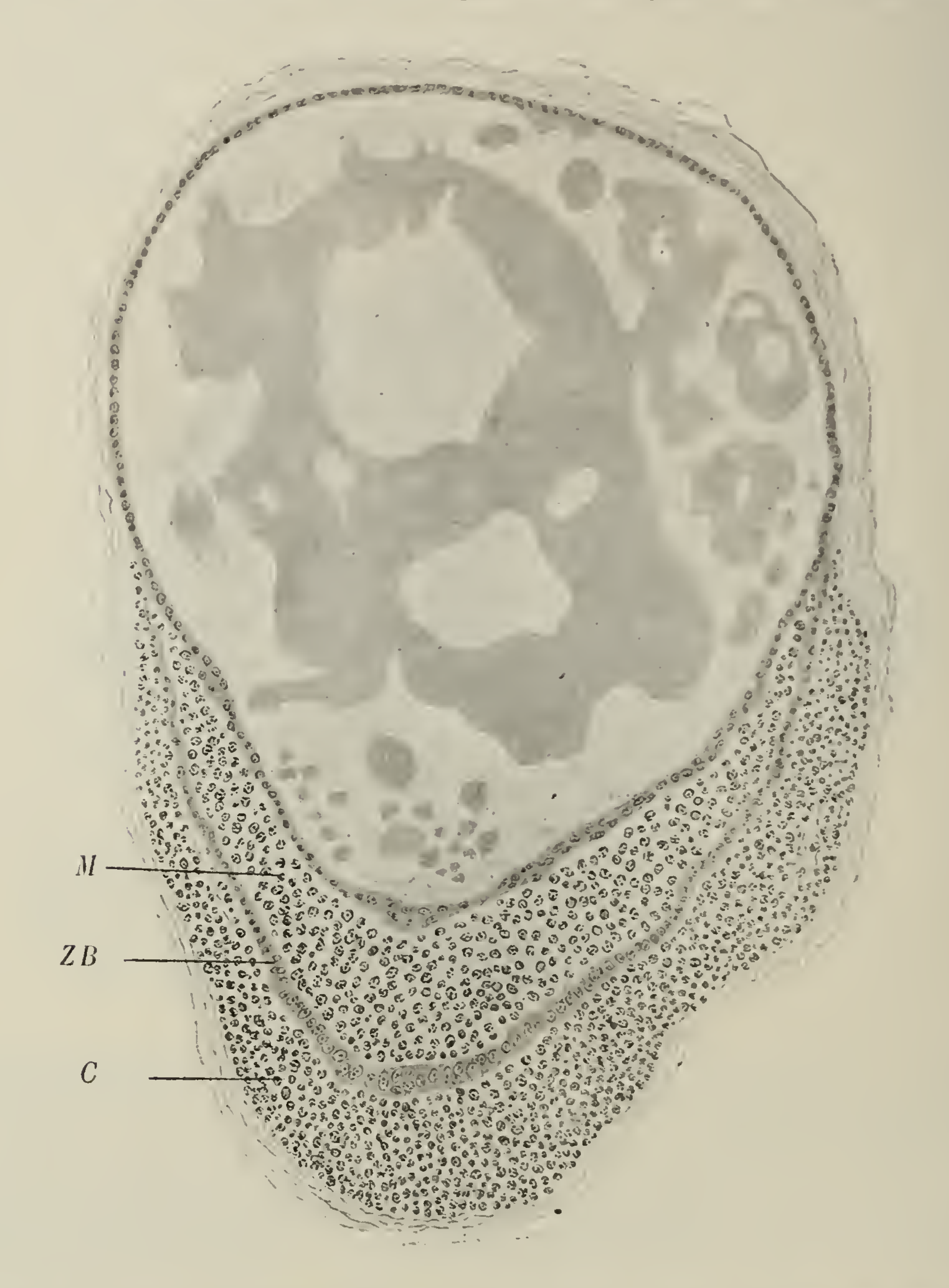


Fig. LXXX. — *Canard.* — Bourse de Fabricius en involution. Follicule kystique complètement isolé et séparé de toute cavité glandulaire. *M*, substance médullaire; *ZB*, zone bordante épithéliale; *C*, substance corticale. Le kyste, enveloppé par le follicule lymphoïde est revêtu d'un épithélium, et rempli d'un liquide coagulé par les réactifs. Il représente, si l'on veut, une portion de l'ancienne cavité glandulaire. — Grossissement de 160/1.

base, la cavité disparaît graduellement; elle recule, du sommet vers le cloaque; les follicules ne peuvent suivre ce mouvement d'atrophie; ils perdent tout contact avec une surface épithéliale, ils s'isolent. C'est le seul moment de leur évolution où la continuité soit interrompue entre l'épithélium folliculaire

et l'épithélium cloacal. Ces follicules isolés ont l'aspect de petits nodules lymphoïdes; il n'est pas rare d'y reconnaître encore deux portions, une substance corticale périphérique et une substance médullaire centrale séparées par une couche bordante épithéliale. Cette dernière finit par disparaître, et ces amas lymphoïdes se dissocient; on n'observe plus que des traînées lymphoïdes diffuses et discrètes autour des vaisseaux.

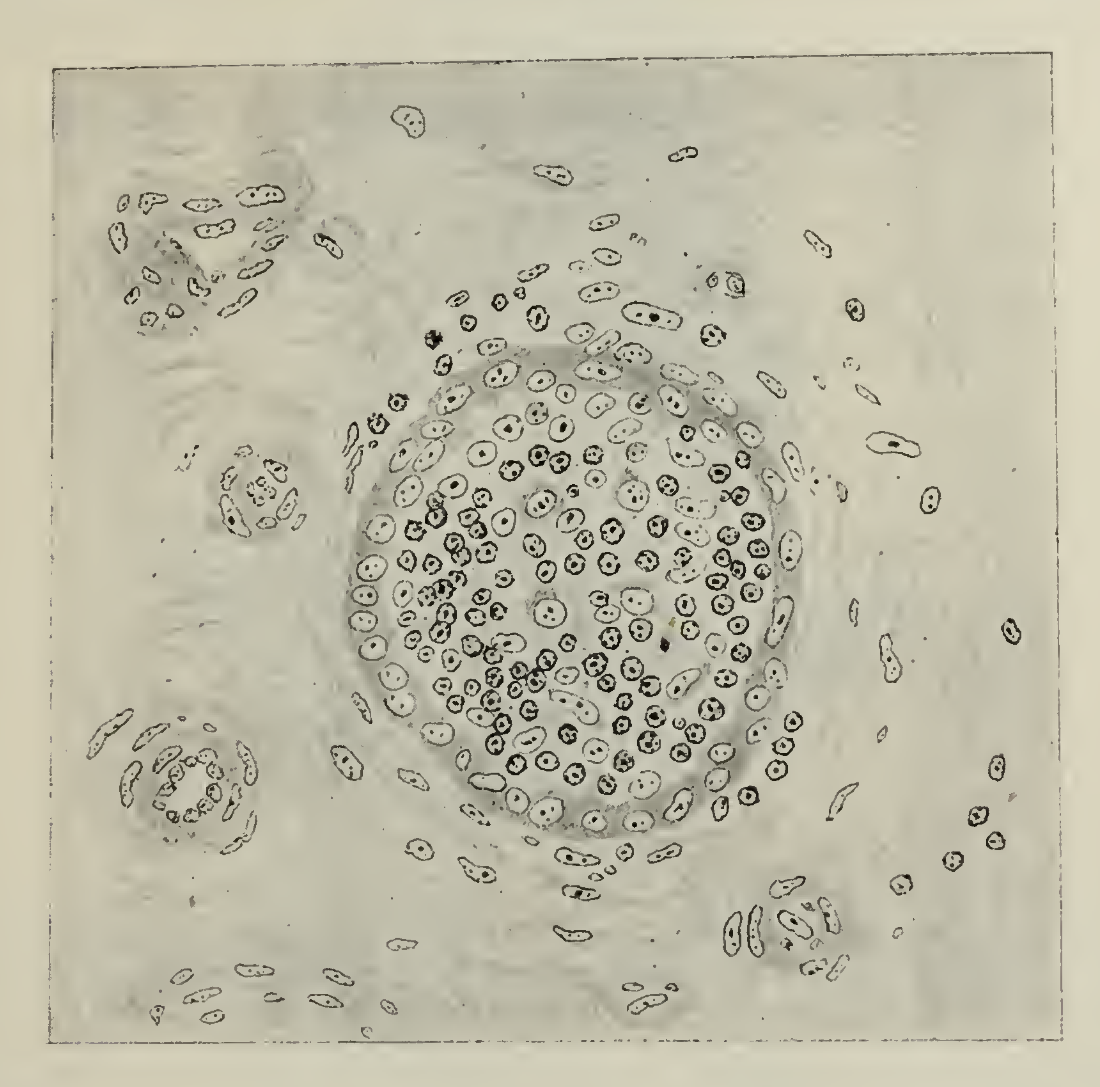


Fig. LXXXI. — *Poulet ♂ de 1 an.* — Bourse de Fabricius complètement involuée et fibreuse. Reste de follicule complètement isolé. Il est limité par une zone épithélioïde qui est la zone bordante. — Grossissement de 550/1.

Alors que la portion supérieure de la bourse est complètement transformée en un tissu fibreux compact, la portion inférieure présente encore une cavité en communication directe avec le cloaque. La muqueuse qui revêt ce diverticule se modifie; elle perd graduellement les caractères de la muqueuse de la bourse; elle devient semblable à la muqueuse du cloaque, avec ses amas de tissu lymphoïde sous-épithélial contenant des follicules secondaires et des centres germinatifs. C'est en dehors de cette muqueuse qu'on trouve les restes involués, atrophiés ou kystiques des véritables follicules de la bourse

qui n'ont plus aucun rapport avec l'épithélium du tractus digestif (Fig. LXXXI).

La présence d'une couche bordante épithélioïde permet de distinguer ces follicules isolés, particuliers à la bourse de Fabricius, des follicules purement mésodermiques qui appartiennent à la muqueuse cloacale et qui, bien souvent, dans la bourse involuée, se trouvent à peu de distance des premiers.



Fig. LXXXII. — *Poule ♀ âgée de 2 ans.* — Cloaque ouvert par sa face antérieure. De haut en bas : ampoule intestinale ; étage moyen ou cloaque proprement dit avec la grosse papille au sommet de laquelle s'ouvre l'oviducte gauche ; repli valvulaire séparant l'étage moyen de l'étage inférieur ; étage inférieur du cloaque ou vestibule ; sur sa paroi postérieure, le bourrelet vertical lympho-glandulaire au sommet duquel on aperçoit un orifice très petit, qui conduit dans la cavité glandulaire d'une petite ampoule haute de 3 mm. cachée dans le tissu conjonctif rétro-cloacal, et qui représente le reliquat de la bourse de Fabricius. — Grandeur nature.

Tant que la couche bordante persiste, on ne voit aucun vaisseau, aucune fibrille conjonctive pénétrer dans la substance médullaire du follicule, qui garde ainsi, pendant son atrophie, la structure lympho-épithéliale [1].

Le petit diverticule cloacal persiste souvent à l'âge adulte, et

1. **Osawa** (1911) aurait vu, chez le Canard, du tissu conjonctif et des capillaires sanguins pénétrer dans la substance médullaire lorsque commence la régression du follicule et que la limite entre la substance corticale et la substance médullaire est interrompue. Mais, chez le Canard, tant que persiste la substance corticale, elle est toujours séparée de la substance médullaire par une couche bordante épithéliale et les vaisseaux ne franchissent pas cette barrière.

on le trouve encore chez de vieilles Poules, comme nous l'avons vu plus haut. Le fait peut se voir aussi chez le Canard.



Fig. LXXXIII. — *Poule âgée de 15 mois.* — Coupe sagittale médiane du cloaque. Reliquat de la bourse de Fabricius qui apparaît sous forme d'un petit cul-de-sac postérieur du cloaque, dont la cavité est revêtue d'une muqueuse absolument semblable à celle du cloaque. C'est un diverticule ou cæcum cloacal. — Grossissement de 15/1.

Chez une Cane âgée de deux ans et demi, sacrifiée le 1er octobre 1913 et qui avait pondu en 1912 et en 1913, j'ai encore trouvé la bourse représentée par un petit cul-de-sac postérieur du

cloaque, à parois fibreuses, isolable, long de 1 centimètre, pesant 0 gr. 07 et comparable au reliquat de la bourse des vieilles Poules; mais son sommet était effilé et non arrondi. La cavité de cette bourse très involuée était tapissée par un épithélium à cils vitratiles fort net [1]. Un fait pareil a déjà été vu par **Schumacher** (1903) chez un Corbeau choucas d'âge inconnu, mais depuis longtemps en captivité, dit l'auteur. L'épithélium cilié n'existait pas dans le calice ou antre du follicule, mais seulement au niveau des parties saillantes de la muqueuse situées entre les follicules. Chez le Canard que j'ai observé, la bourse était tout à fait involuée, et il n'existait plus de follicules reconnaissables. On peut supposer que cette apparition de cils vibratiles est une adaptation fonctionnelle secondaire en rapport avec l'involution et avec le rejet de lymphocytes détruits dans la cavité. **Eberth** (1862) dans les cæcums du Poulet, du Canard et du Perdreau, aux approches de la 10e semaine de la vie, a signalé l'existence d'un épithélium cilié, remplaçant momentanément l'épithélium cylindrique habituel qui n'est pas pourvu de cils.

Dans certains cas, particulièrement chez le Pigeon où les phénomènes d'involution marchent assez rapidement, on voit apparaître dans le follicule de nombreux leucocytes à noyau polymorphe, à granulations acidophiles, qui viennent des vaisseaux par diapédèse et se chargent de débris de lymphocytes dégénérés. Ces amas de leucocytes diapédésés ressemblent beaucoup à ceux qu'on observe, quelquefois en grande abondance, dans la substance médullaire du thymus des Oiseaux; ils ont même nature et même signification. Chez le Pigeon, la trame épithéliale de la substance médullaire est plus lâche au centre qu'à la périphérie, même à l'état normal; elle y disparaît presque complètement, laissant une petite cavité arrondie ou ovalaire remplie par des lymphocytes. C'est en ce point faible que, pendant l'involution du follicule, les liquides, les

1. On peut toujours se demander si, dans un cas pareil, il ne s'agissait pas d'un reliquat de l'oviducte droit (voir sur ce sujet le travail de **Chappelier**, 1913), mais le cul-de-sac représentant le reliquat de la bourse s'ouvrant dans l'étage inférieur du cloaque, la confusion paraît assez difficile.

lymphocytes dégénérés, les leucocytes polynucléaires diapédésés, ont tendance à s'accumuler, d'où la formation de *kystes d'involution* au centre de la substance médullaire; cette première espèce de kystes d'involution est limitée par une très mince bordure de cellules allongées, à prolongements filiformes, qui sont des cellules de la trame épithéliale; en dehors d'elle, on trouve le tissu réticulé épithélial, et plus en dehors encore, la zone bordante.

Chez le Pigeon également, l'existence d'une crypte épithéliale profonde (antre du follicule) formée au-devant de chaque follicule par une invagination de la muqueuse, a pour conséquence la formation d'une deuxième espèce de kystes d'involution : les leucocytes chargés de débris cellulaires tombent libres dans ces cryptes et s'y accumulent en quantité considérable, d'où la formation de kystes revêtus d'un épithélium cubique et remplis de leucocytes et de débris cellulaires. Ces kystes, souvent fusionnés avec la cavité centrale de la substance médullaire, correspondent exactement aux kystes d'involution qui existent dans le thymus et que nous examinerons un peu plus loin. Quand les leucocytes diapédésés sont accumulés en quantité considérable dans ces kystes, et pressés les uns contre les autres, ils ne tardent pas à dégénérer. A l'œil nu, on voit, sur la coupe transversale de l'organe, de petites masses caséeuses verdâtres, qu'on énuclée facilement avec la pointe d'une aiguille; le contenu de plusieurs kystes voisins peut confluer; on peut trouver quelquefois la cavité de l'organe remplie de cette substance caséeuse et, tout autour, des masses plus petites qui correspondent aux kystes d'involution. Enfin, tout le tissu de la bourse peut être frappé de nécrose : on observe, au dedans de la capsule, une masse dure, caséeuse, qu'on peut énucléer d'un seul bloc et qui correspond à tout le tissu situé sous la tunique musculaire. On reconnaît, au microscope, dans ce séquestre, le revêtement épithélial de la cavité, les plis de la muqueuse et les follicules. Ce mode d'involution par nécrose massive me paraît, du reste, exceptionnel. Je l'ai vu une fois, absolument complet, chez un Poulet de quatre mois environ; et une autre fois, incomplet, chez un

Pigeon de deux mois. Ces animaux paraissaient sains. Je ne crois pas cependant qu'il s'agisse là d'un mode physiologique d'involution ; peut-être des parasites étrangers, ayant pénétré



Fig. LXXXIV. — *Pigeon âgé de 2 mois* dont la bourse présente une involution caséeuse prématurée, probablement pathologique. Follicule subissant la transformation caséeuse. Les lymphocytes ont disparu. Le follicule contient de nombreuses cellules géantes et masses plasmodiales en continuité avec la charpente épithéliale. L'antre du follicule contient de nombreux leucocytes polynucléaires. Le follicule est isolé de la cavité glandulaire et ses limites sont en train de disparaître. — Grossissement de 250/1.

par les voies génitales, ou venus de l'intestin, ont-ils influencé ces phénomènes.

Quand on examine au microscope les petites masses caséeuses formées, soit aux dépens des kystes d'involution, soit aux dépens de follicules complètement involués au sein du tissu conjonctif, on aperçoit tout autour de la zone caséeuse formée par les leuco-

cytes et lymphocytes nécrosés, une couronne de volumineuses cellules géantes; elles contiennent de nombreux noyaux, clairs, ovalaires; leur corps protoplasmique est irrégulier, découpé, à prolongements longs et plus ou moins anastomosés. Ces cellules géantes, quelquefois extrêmement nombreuses, semblent se développer aux dépens du réticulum épithélial; on a la preuve presque certaine de cette interprétation quand on observe des foyers nécrotiques petits, formés d'une manière précoce dans le centre de la substance médullaire; on voit que le réseau de ces cellules géantes se continue avec les cellules de la trame épithéliale. On ne peut s'empêcher de comparer ces cellules géantes à celles qu'on voit apparaître autour des corps étrangers. Le foyer de nécrose agit là comme un corps étranger et l'irritation qu'il entretient tout autour, l'effort fait par les cellules épithéliales voisines pour le phagocyter et le faire disparaitre est probablement la cause de cette couronne de cellules géantes.

Dans le thymus en involution des Oiseaux, j'ai vu (**Jolly et Levin**, 1912) un phénomène de même genre se produire aux dépens des corpuscules de Hassall et des cellules du réticulum : à la place des cellules aplaties et imbriquées formant la portion périphérique du corpuscule de Hassall et entourant le centre kératinisé, on voit apparaître de grosses masses protoplasmiques contenant un nombre variable de noyaux arrondis, vésiculeux, souvent tassés les uns contre les autres et rappelant les cellules géantes des tubercules. A un stade plus avancé, les masses s'éloignent les unes des autres, elles s'étirent et se fragmentent en éléments allongés contenant un ou plusieurs noyaux, reliés les uns aux autres et en continuation directe avec le réticulum. Pendant ce temps, la portion kératinisée s'isole, perd sa stucture lamelleuse et finit par se dissoudre. Le corpuscule est finalement remplacé par un réseau de cellules anastomosées qui ne sont que des cellules du réticulum. Il est possible que les corpuscules de Hassall, qui sont des centres d'involution des cellules du réticulum, deviennent, à certains moments, par ce mécanisme, des centres de rénovation du réticulum. La nature épithéliale des corpuscules de Hassall ne fait pas pour nous de

doute, malgré les récentes affirmations de **Dustin**. Nous y reviendrons, du reste, plus loin. Ici encore, il s'agit donc de cellules géantes et de masses plasmodiales d'origine épithéliale.

Il existe de nombreux exemples de cellules géantes et de masses plasmodiales formées aux dépens de revêtements épithéliaux. On peut citer d'abord l'exemple bien connu du placenta ou le phénomène se produit aussi bien aux dépens de l'ectoderme embryonnaire que de l'épithélium utérin. Chez la Lapine, par des rapprochements sexuels non fécondants, **Des Cilleuls** (1911) a obtenu dans l'épithélium utérin, des poussées répétées et considérables d'amitose, aboutissant, du dixième au quatorzième jour, à la formation de véritables cellules géantes[1]. L'épithélium du tube digestif et l'épiderme peuvent donner lieu aussi à de pareilles formations. **Drzewina** (1912) a observé de pareils faits dans l'épithélium intestinal de divers Poissons à l'état de jeûne. L'auteur attribue à l'inanition la formation de ces éléments, qui paraissent provenir de la fusion de plusieurs cellules épithéliales contiguës. **Fuerst** (1898), expérimentalement, par refroidissement, a obtenu des cellules géantes dans l'épiderme. Il semble, que dans ces cas, la formation des cellules géantes soit due à un certain ralentissement de l'activité physiologique. C'est l'opinion que j'ai émise à la suite de mes expériences *in vitro* sur la division cellulaire (1904). Cette manière de voir trouve sa confirmation dans les belles observations de **Podwyssotzki et Pirome** (1906), qui expérimentalement, par refroidissement, ont obtenu des cellules géantes dans l'épiderme. Elle peut s'appuyer aussi sur un certain nombre de faits dans lesquels l'amitose semble servir à l'élaboration de matériaux de réserve, la karyokinèse étant surtout utilisée pour l'individualisation rapide d'éléments histologiques indépendants.

Les cellules géantes d'origine épithéliale que j'ai observées dans la bourse de Fabricius et dans le thymus semblent formées uniquement par amitose et par fusion protoplasmique; on n'y

1. Peut-être les cellules géantes observées par **Loeb** (1905) dans l'ovaire du Cobaye sont-elles formées aux dépens de l'épithélium folliculaire.

voit pas de mitoses. Je ne crois pas qu'il soit possible de leur attribuer l'explication proposée par Guieysse (1908) pour la formation de diverses cellules géantes : l'incorporation de noyaux étrangers appartenant à d'autres cellules (*caryoanabiose*).

Dans un certain nombre d'affections cutanées, des cellules géantes à noyaux multiples, assez semblables d'aspect à celles des follicules tuberculeux, ont pu être considérées comme d'origine épidermique. Ainsi, Sabouraud (1910), dans le lichen plan, a décrit et figuré des cellules géantes, en relation directe avec l'épiderme et formées très évidemment aux dépens des couches profondes du corps muqueux. Lors de la destruction des follicules pileux dans le favus, des cellules géantes apparaissent, et elles ont pu être considérées comme étant peut-être le reliquat de follicules pileux (granulome favique de Margocci dont J. Darier et J. Hallé ont récemment rapporté un cas). Il en serait de même dans le granulome tricophytique. Dans l'acné chéloïdienne de la nuque, au niveau des lésions de folliculite, on trouve toujours des cellules géantes dont l'origine épithéliale est très probable. Pautrier et Gouin (1911) en ont décrit et figuré qui paraissent formées aux dépens des glandes sébacées. « Presque chaque cellule de la glande sébacée, disent-ils, à propos d'une observation, est remplacée par une volumineuse cellule géante » (voir leur fig. 3). Dans les épithéliomes et les carcinomes, des cellules géantes ont été signalées fréquemment.

Dans les nævo-carcinomes et même dans les nævi, J. Darier (1913) a trouvé constamment des cellules monstrueuses ou géantes, à noyaux multiples, dont l'origine épithéliale d'après l'auteur, ne semble pas douteuse.

La formation des cellules géantes existe dans l'involution rapide, nécrotique, caséeuse de la bourse; mais on peut la voir, bien que beaucoup plus discrète, dans des cas d'involution rapide expérimentale n'aboutissant pas à la formation de foyers caséeux : c'est ce que j'ai observé, par exemple, dans la bourse du Pigeon irradié.

Les auteurs qui nous ont précédé se sont exprimés succinctement en général, sur le mécanisme de l'involution, ou ont considéré l'atrophie comme une simple sclérose. **Alesi** (1875) observe exactement que dans ce tissu fibreux, les follicules sont atrophiés, et que des sortes de kystes se forment parfois à leur centre, kystes contenant des résidus informes. **Wenckebach** (1888) confirme ces observations, mais ne s'exprime pas sur le mécanisme de l'atrophie; il observe que, chez un Coq de 10 mois, dans beaucoup de follicules, on ne distingue plus nettement les limites entre la masse centrale et la masse périphérique. Il ne semble avoir eu sous les yeux que des phases très avancées de l'involution. **Retterer** (1885) considère le phénomène comme une sclérose primitive : « la disparition du tissu propre des follicules clos n'est probablement que la conséquence de l'hypertrophie du tissu lamineux ». Nous avons vu que, contrairement à cette opinion, il n'y a pas de sclérose, au sens propre du mot, et que l'atrophie fibreuse, loin d'être primitive, est secondaire : le phénomène primordial, c'est la disparition des lymphocytes. Plus récemment, **Retterer** (**Retterer et Lelièvre**, 1910) est revenu sur le mécanisme de l'atrophie de la bourse : le stade atrophique de la bourse consiste « dans l'élaboration de fibrilles conjonctives se faisant dans les cellules de la trame, de la périphérie vers le centre du follicule ». La description que nous avons donnée du mécanisme de l'involution nous dispense de faire la critique de cette proposition, qui ne correspond absolument pas aux faits que nous avons observés.

IX. — INVOLUTION ACCIDENTELLE. INVOLUTION EXPÉRIMENTALE

Les phénomènes d'involution qui appartiennent au développement normal et apparaissent à une époque très fixe de la croissance, peuvent survenir prématurément sous l'influence de causes accidentelles, pathologiques, celles surtout qui retentissent sur la nutrition générale. Ainsi, chez les jeunes animaux qui mangent mal, chez les jeunes Pigeons, par exemple, qui, séparés trop tôt des parents, ne mangent pas spontanément ou

ont été insuffisamment gavés, il n'est pas rare de trouver la bourse en pleine involution à l'âge de 6 semaines, à une époque où, normalement, elle devrait être en plein développement. Dans ces circonstances, les phénomènes de nécrose caséeuse



Fig. LXXXV. — *Pigeon âgé de 8 semaines.* — Individu chétif, se développant mal. Involution prématurée accidentelle de la bourse. Follicule réduit à un simple bourgeon épithélial. A gauche, reste de la substance corticale. — Grossissement de 300/1.

partielle avec kystes d'involution sont assez fréquents. Ces phénomènes peuvent être réalisés par des expériences.

Involution due a l'inanition

L'influence de l'inanition peut être étudiée expérimentalement sur les animaux bien développés. Des Pigeons, Poulets et Canards de 2 à 3 mois conviennent bien pour ces expériences; mais pour éviter des causes d'erreur dues à une involution prématurée, il faut prendre des témoins nés de la même couvée et rejeter les animaux qui mangent mal. La plupart des expériences ont été faites avec des Pigeons de huit semaines environ. On prenait le couple de Pigeons éclos de la même couvée, et

après une observation de 10 à 15 jours au laboratoire, l'un était choisi comme témoin, l'autre était soumis à un jeûne complet avec de l'eau à discrétion. Le Pigeon supporte bien un jeûne de 8 jours. Les animaux étant pesés aux différents moments de l'expérience; on calculait le poids de la bourse de Fabricius par gramme d'animal chez le témoin. En appliquant ce coefficient au poids primitif de l'animal jeûneur (immédiatement avant le jeûne), on obtenait le poids antérieur de l'organe; la différence avec le poids obtenu à l'autopsie à la suite du

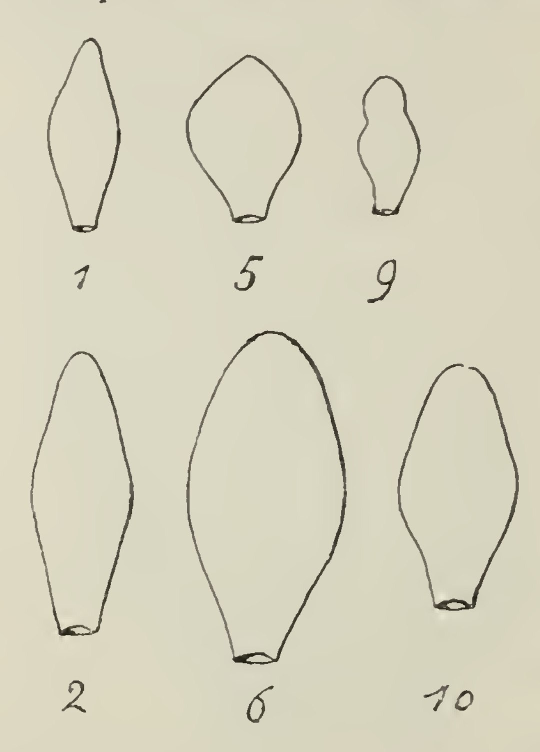


Fig. LXXXVI. — *Pigeons de huit semaines.* — Bourse de Fabricius. Grandeur nature. En haut, les trois jeûneurs; en bas, les trois témoins. Voir le tableau ci-contre.

jeûne donnait la diminution en p. 100. Le poids antérieur n'est, bien entendu, déterminé ici que d'une manière approchée et hypothétique, mais les conditions dans lesquelles les expériences étaient faites diminuaient de beaucoup les erreurs.

La bourse de Fabricius est très sensible à l'inanition. Chez le Pigeon, la diminution de poids, après un jeûne aigu de 8 jours, atteint 60, 70 p. 100 et plus, tandis que, dans le même temps, le poids du corps n'a diminué que de 30 p. 100. La diminution peut être plus considérable, si le jeûne, un peu mitigé, a pu être prolongé plus longtemps.

Voici, du reste, le résumé des expériences[1].

1° Chez le Pigeon, pour un jeûne aigu de 8 jours, produisant

1. On trouvera le détail de beaucoup d'entre elles dans la thèse de Levin (1912) faite sur l'involution du thymus.

une perte de poids du corps de 30 p. 100, la perte de poids moyenne des organes lymphoïdes a été la suivante :

Bourse de Fabricius	77 p. 100.
Thymus	77 —
Rate	67 —

comme le montrent les chiffres consignés dans le tableau suivant :

Trois paires de Pigeons âgés de huit semaines.

Pigeon 2 ♂. . . .	Témoin. 538 gr.		Fabricius . .	0.45	
			Thymus . . .	1.38	
			Rate.	0.14	p. 100.
— 1 ♀. . . .	415 gr.	7 jours de jeûne 273 gr. Perte de poids : 34 p. 100.	Fabricius . .	0.08	76
			Thymus . . .	0.10	90
			Rate.	0.03	72
— 6 ♀. . . .	Témoin. 434 gr.		Fabricius . .	1.21	
			Thymus . . .	0.86	
			Rate.	1.17	
— 5 ♂. . . .	523 gr.	8 jours de jeûne 395 gr. 22,5 p. 100.	Fabricius . .	0.28	80
			Thymus . . .	0.31	66
			Rate.	0.12	91
— 10 ♂. . . .	Témoin. 448 gr.		Fabricius . .	0.62	
			Thymus . . .	1.53	
			Rate.	0.10	
— 9 ♂. . . .	446 gr.	9 jours de jeûne 290 gr. 35 p. 100.	Fabricius . .	0.15	75,4
			Thymus . . .	0.32	77
			Rate.	0.06	38

Les pertes de poids des organes dans les expériences précédentes ont été calculées d'après le témoin correspondant, c'est-à-dire l'animal de la même paire, de la même couvée ; j'ajoute ici les chiffres de trois témoins supplémentaires, le n° 4 appartenant à la même race que 1, 2, 5, 6, 9, 10, et âgé comme eux de huit semaines ; les n°s 7 et 8 appartenant à une race différente et sacrifiés à trois mois :

Pigeon n° 4 ♀.	Témoin. 340 gr.	Fabricius	0.57
		Thymus	0.22
		Rate	0.20
— 7 ♂.	Témoin. 300 gr.	Fabricius	0.85
		Thymus	0.90
		Rate.	0.09
— 8 ♀.	Témoin. 243 gr.	Fabricius	0.60
		Thymus	0.64
		Rate.	0.11

2° Chez le Poulet, à la suite d'un jeûne aigu de trois à quatre jours ayant produit une perte de poids du corps de 34 p. 100, la diminution de poids des organes lymphoïdes a été :

Bourse de Fabricius	61 p. 100.
Thymus	51 —
Rate	53 —

comme on le voit d'après les chiffres de l'expérience suivante, faite avec des animaux de la même couvée, âgés de cinq semaines :

Six Poulets de la même couvée, âgés de cinq semaines.

Poulet 4 ♀.	Témoin. 185 gr.		Fabricius . . Thymus . . Rate	1.54 0.80 0.28	
— 5 ♀.	Témoin. 197 gr.		Fabricius . . Thymus . . Rate	1.49 0.86 0.21	
— 6 ♂.	Témoin. 267 gr.		Fabricius . . Thymus . . Rate	1.23 0.90 0.28	P. 100.
— 2 ♀.	195 gr.	3 jours de jeûne 130 gr. 33.3 p. 100.	Fabricius . . Thymus . . Rate	0.45 0.37 0.085	65 52 52
— 1 ♀.	260 gr.	4 jours de jeûne 175 gr. 33.3 p. 100.	Fabricius . . Thymus . . Rate	0.71 0.53 0.185	59.6 48.4 40
— 3 ♂.	192 gr.	4 jours de jeûne 119 gr. 38 p. 100.	Fabricius . . Thymus . . Rate	0.47 0.345 0.072	61 54 68

3° Chez le Canard, à la suite d'un jeûne aigu de sept jours ayant produit une diminution de poids du corps de 33 p. 100, la perte de poids des organes lymphoïdes a été :

Bourse de Frabricius.	48.1 p. 100.
Thymus.	74.8 —
Rate	63.4 —

Le gésier n'a diminué que de 23 p. 100 et le cœur de 18 p. 100.

Cinq Canards coureurs indiens de la même couvée, âgés de deux mois et demi.

Canard 4 ♂	Témoin. 1 030 gr.		Fabricius . . 1.13 Thymus . . . 1.17 Rate 0.72	
— 5 ♀	Témoin. 825 gr.		Fabricius . . 0.88 Thymus . . . 1.22 Rate 0.62	p. 100.
— 1 ♀	885 gr.	7 jours de jeune. 595 gr. 32.7 p. 100.	Fabricius . . 0.50 Thymus . . . 0.24 Rate 0.23	47.3 79 63.4
— 2 ♀	897 gr.	7 jours de jeûne. 590 gr. 34.2 p. 100.	Fabricius . . 0.49 Thymus . . . 0.34 Rate 0.23	48.9 70.6 63.4
— 3 ♀	735 gr.	13 jours de jeûne mitigé. 460 gr. 37.4 p. 100.	Fabricius . . 0.26 Thymus . . . 0.18 Rate 0.18	67 81 65.3

4° Le jeûne mitigé, prolongé pendant plus de temps que le jeûne aigu, peut produire des diminutions de poids plus considérables de la bourse de Fabricius et des organes lymphoïdes, comme le montrent les chiffres du Canard n° 3 du tableau précédent, et comme le montrent aussi les chiffres de l'expérience suivante :

Deux Poulets de la même couvée, âgés de deux mois, de même sexe et très semblables.

Poulet 10 ♀	Témoin. 497 gr. 608 gr.		Fabricius . . 0.73 Thymus . . 1.25 Rate . . . . 0.72 Gésier . . . 32 Cœur . . . . 2.90 Foie 15.50	p. 100.
— 9 ♀	527 gr.	3 semaines de jeûne mitigé 369 gr. 30 p. 100.	Fabricius . . 0.23 Thymus . . 0.19 Rate . . . . 0.23 Gésier . . . 17.30 Cœur . . . . 1.88 Foie 11.20	63.4 82 62.2 33.2 23.8 15

Dans ces expériences de jeûne mitigé qui se prolongent pendant une ou plusieurs semaines, une remarque s'impose. Il s'agit d'animaux en voie de croissance; si le témoin est

sacrifié à la fin de l'expérience, il a en général augmenté de poids. Ce phénomène, peu appréciable chez le Pigeon dans les conditions de nos expériences, est au contraire très net chez le Poulet comme le montre l'expérience précédente dans laquelle le témoin pesait au début 497 grammes et 608 à la fin; de sorte que l'atteinte portée à l'organisme par le jeûne chez le Poulet n° 9 est supérieure à la diminution de 30 p. 100 du poids du corps; il y a eu arrêt de croissance et diminution du poids primitif. Cette remarque ne s'applique pas à l'expérience suivante.

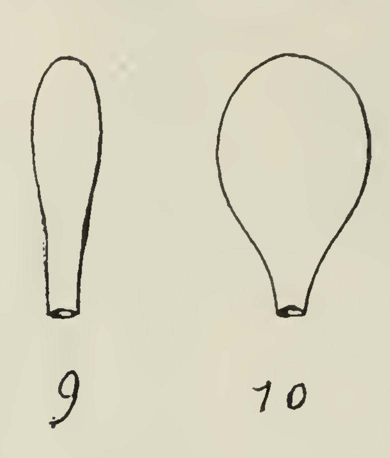


Fig. LXXXVII. — *Poulets ♀ de 2 mois, de la même couvée.* — Bourse de Fabricius, grandeur nature. A droite, témoin; à gauche, jeûneur (3 semaines de jeûne mitigé). Voir le tableau.

5° Un jeûne mitigé très léger n'aboutissant qu'à une perte de poids du corps presque insignifiante (5,8 p. 100) peut quelquefois produire une diminution appréciable des organes lymphoïdes. Dans ce cas, la perte de poids se fait sentir davantage sur le thymus, qui paraît plus rapidement sensible que la bourse, comme le montre l'expérience suivante :

Deux Poulets de quatre mois de la même couvée et très semblables.

					P. 100.
Poulet 7 ♂.	Témoin. 1 278 gr.		Fabricius. . Thymus . . Rate . . . . Foie	3.94 3.22 1.78 29	
— 8 ♀.	975 gr.	9 jours de jeûne très mitigé 918 gr. 5,8 p. 100	Fabricius. . Thymus . . Rate . . . . Foie	2.43 1.37 1.30 21	16.7 43.6 3.7 5.5

6° La diminution de poids de la bourse de Fabricius et des organes lymphoïdes produite par le jeûne n'est pas une involution définitive : si, à la suite d'un jeûne suffisamment prolongé pour obtenir une forte diminution de poids, on redonne de la nourriture aux animaux, ces organes reprennent leur poids normal, comme le montre l'expérience suivante, inverse des précédentes :

Quatre Pigeons (deux paires de la même race), âgés de six semaines, sont abandonnés à un jeûne aigu. Après huit jours de jeûne, on en sacrifie deux, un de chaque paire. On redonne la nourriture aux deux autres qui sont sacrifiés huit et quinze jours après; on calcule, chez ces derniers, l'augmentation de poids des organes, d'après les jeûneurs :

Tandis que le poids du corps a augmenté de 28 p. 100 et le poids du gésier de 9 p. 100, l'augmentation est beaucoup plus considérable pour les organes lymphoïdes :

Bourse de Fabricius	102 p. 100.
Thymus.	246 —
Rate	53 —

comme le montrent les chiffres du tableau suivant :

					P. 100.
Pigeon n° 12 ♀. . .	332 gr.	Sacrifié après 8 jours de jeûne 250 gr. 24 p. 100.	Fabricius. . Thymus . . Rate . . . . Gésier . . .	0.28 0.39 0.08 6.70	
— n° 14 ♂. . .	362 gr.	Sacrifié après 8 jours de jeûne 250 gr. 30 p. 100.	Fabricius. . Thymus . . Rate . . . . Gésier . . .	0,10 0.20 0.04 6.20	
— n° 11 ♀. . .	318 gr. 227 gr. après 8 j. de jeûne 28,6 p. 100.	Renourri 8 jours et sacrifié 306 gr. Augmentation 34 p. 100.	Fabricius. . Thymus . . Rate . . . . Gésier . . .	0.27 0.65 0.10 6.54	58.8 150 78 11.6
— n° 13 ♂. . .	382 gr. 277 gr. après 8 j. de jeûne 27,4 p. 100.	Renourri 15 jours 340 gr. Augmentation 22.7 p. 100.	Fabricius. . Thymus. . . Rate . . . . Gésier . . .	0.50 1.42 0.09 7.63	145 343 28.5 6.8

Les modifications histologiques observées chez l'animal jeûneur sont très considérables. Déjà, à la seule dissection, on peut voir que les parois de la bourse ont diminué d'épaisseur : l'organe est mou, flasque, comme un grain de raisin qu'on aurait exprimé. Au microscope, on constate que ces modifications sont dues à l'atrophie des follicules. Ils sont très diminués de volume, par suite de l'amincissement ou de la disparition complète de la substance corticale. La substance médullaire paraît plus claire; les lymphocytes y sont très raréfiés; beau-

coup sont en dégénérescence; dans certains follicules, ils ont presque complètement disparu. La trame épithéliale qui les supporte est rendue plus apparente, ainsi que la zone bordante.

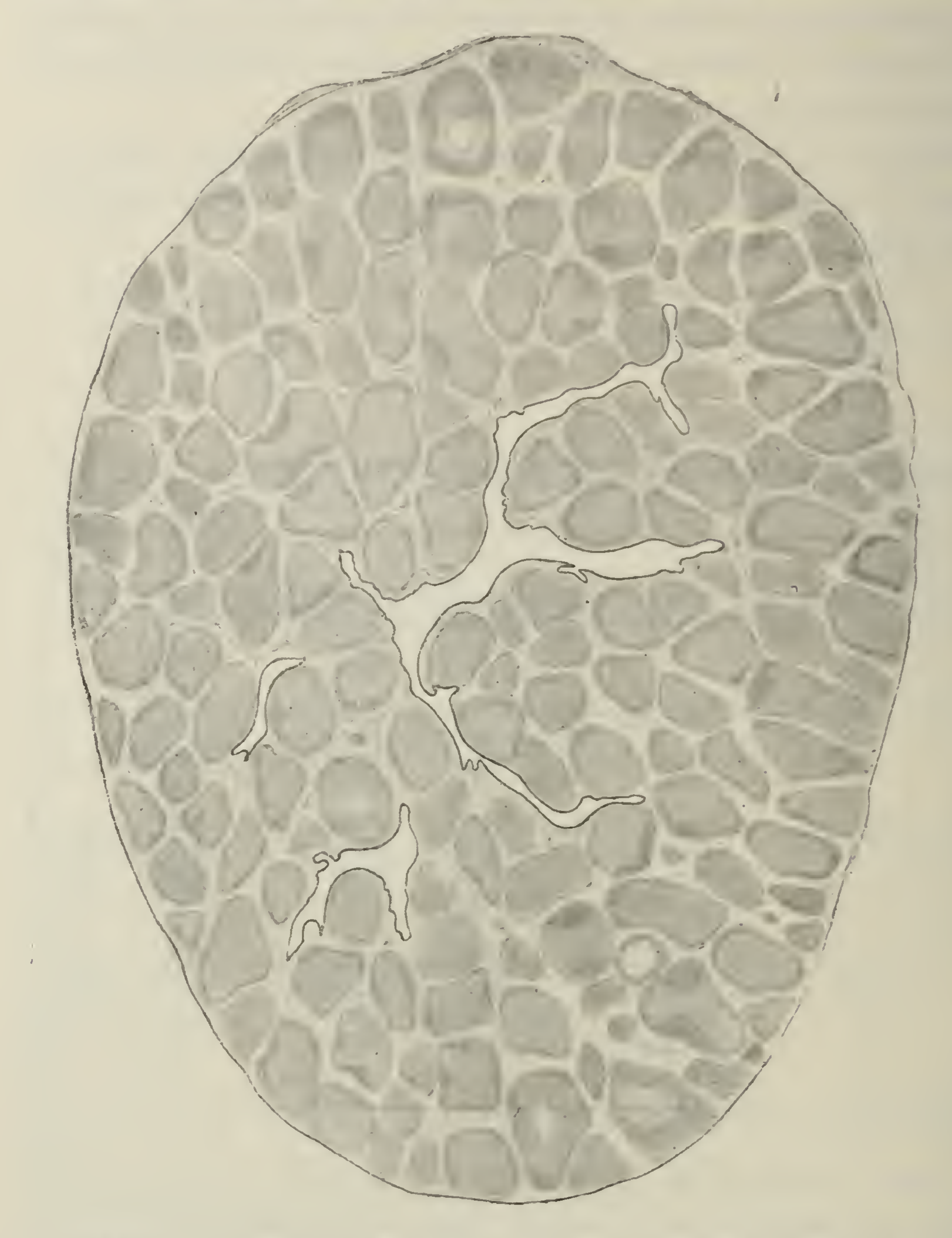


Fig. LXXXVIII. — *Pigeon âgé de 2 mois* (témoin, n° 10). — Coupe transversale de la bourse qui pèse 62 centigrammes.

Les cellules épithéliales qui forment le réticulum du bourgeon médullaire se rapprochent; les mailles de la trame diminuent au fur et à mesure que les lymphocytes disparaissent. Ceux qui restent sont souvent accumulés en amas remplissant des espaces formés par l'écartement des cellules épithéliales. Dans le proto-

plasme de ces dernières, on trouve des débris de lymphocytes phagocytés, et, de plus, des boules d'une substance graisseuse réduisant l'acide osmique et très soluble dans les essences. Ces grosses granulations graisseuses dépriment profondément le noyau des cellules épithéliales qui prend alors la forme d'une cupule.

Chez le Pigeon, dans le follicule intact, chez l'animal témoin, la charpente épithéliale est, comme nous l'avons vu plus haut,



Fig. LXXXIX. — *Pigeon âgé de 2 mois*, n° 9, frère du précédent; sacrifié après 9 jours de jeûne. — Coupe transversale de la bourse qui pèse 15 centigrammes. Remarquer la diminution de volume et de nombre des follicules, l'atrophie de la substance corticale et l'éclaircissement de la substance médullaire dû à la raréfaction des lymphocytes. — Même grossissement que figure LXXXVIII.

très réduite au centre du follicule, d'où la tendance des lymphocytes dégénérés à s'accumuler dans ce point faible pendant l'involution. Comme au cours de l'involution physiologique, des leucocytes granuleux venus des vaisseaux arrivent aussi dans les kystes; ils peuvent s'accumuler en grand nombre dans l'antre du follicule, d'où la formation de grands kystes épithéliaux remplis de leucocytes à granulations acidophiles et de débris cellulaires.

Ces modifications histologiques consistent donc essentiellement en une disparition graduelle des lymphocytes avec conser-

vation plus ou moins complète de la trame épithéliale du bourgeon médullaire. Cette involution rappelle celle qui est due à l'âge; mais elle marche plus vite et n'est pas toujours définitive. Si on laisse mourir l'animal, elle n'a pas le temps d'aboutir à

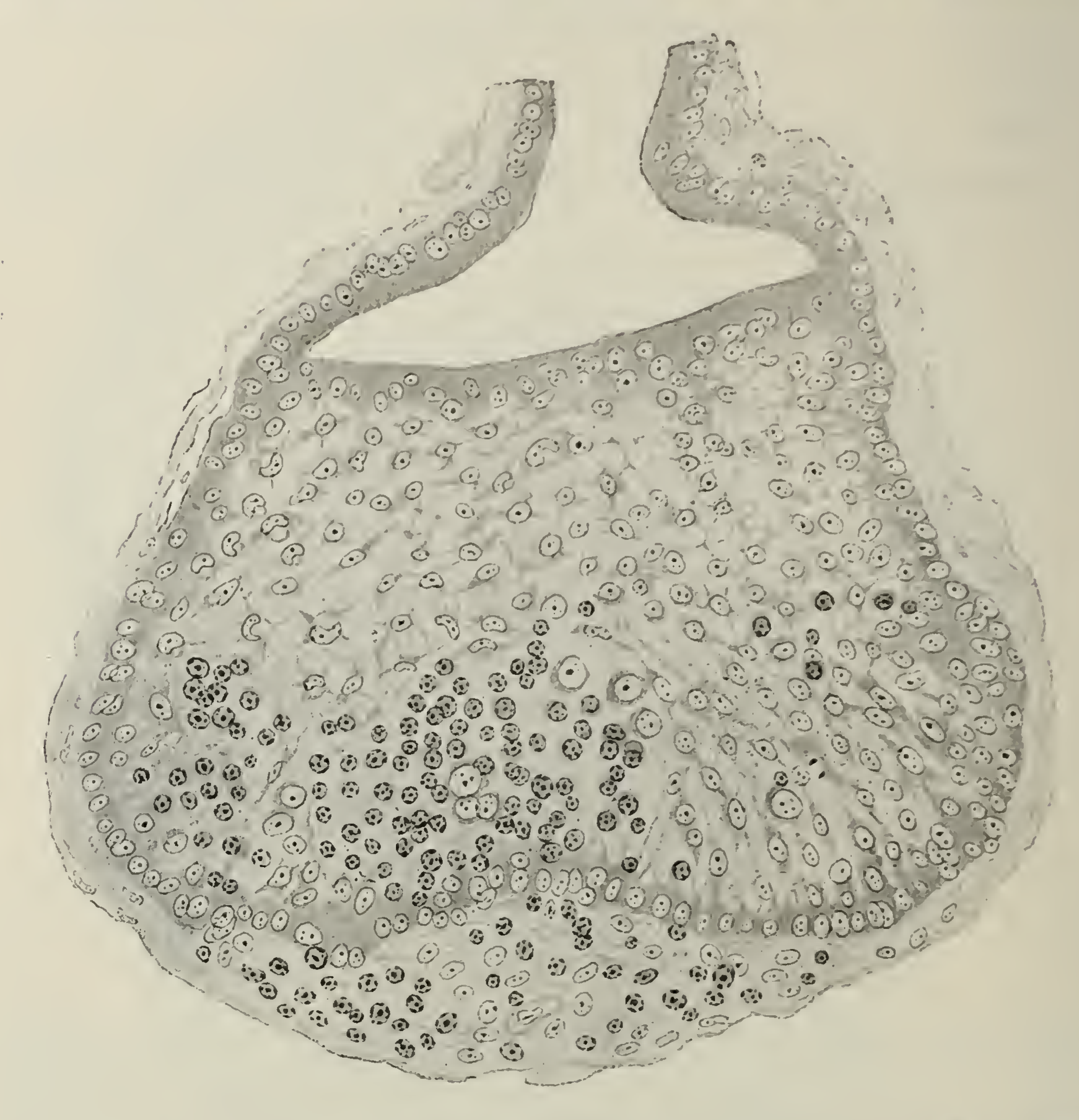


Fig. XC. — *Pigeon âgé de 8 semaines* (n° 9), sacrifié après un jeûne de 9 jours. — Bourse de Fabricius. Follicule exactement coupé suivant son grand axe. La substance corticale a presque disparu et n'est plus représentée que par un petit nodule qui déprime le pôle externe du follicule. La substance médullaire est presque complètement privée de ses lymphocytes; ceux qui restent sont accumulés au centre, là où le réticulum est moins dense. La nature épithéliale de la charpente se voit avec la plus grande netteté. — Grossissement de 450/1.

l'atrophie scléreuse; si on le renourrit, le follicule se repeuple en lymphocytes et se reconstitue en une quinzaine de jours.

Comme on le voit d'après la relation des expériences, la bourse de Fabricius n'est pas le seul organe lymphoïde qui subit l'influence de l'inanition. La rate et le thymus participent à ces modifications. Chez les Mammifères, les ganglions, surtout les ganglions mésentériques, la moelle osseuse, les amygdales, le

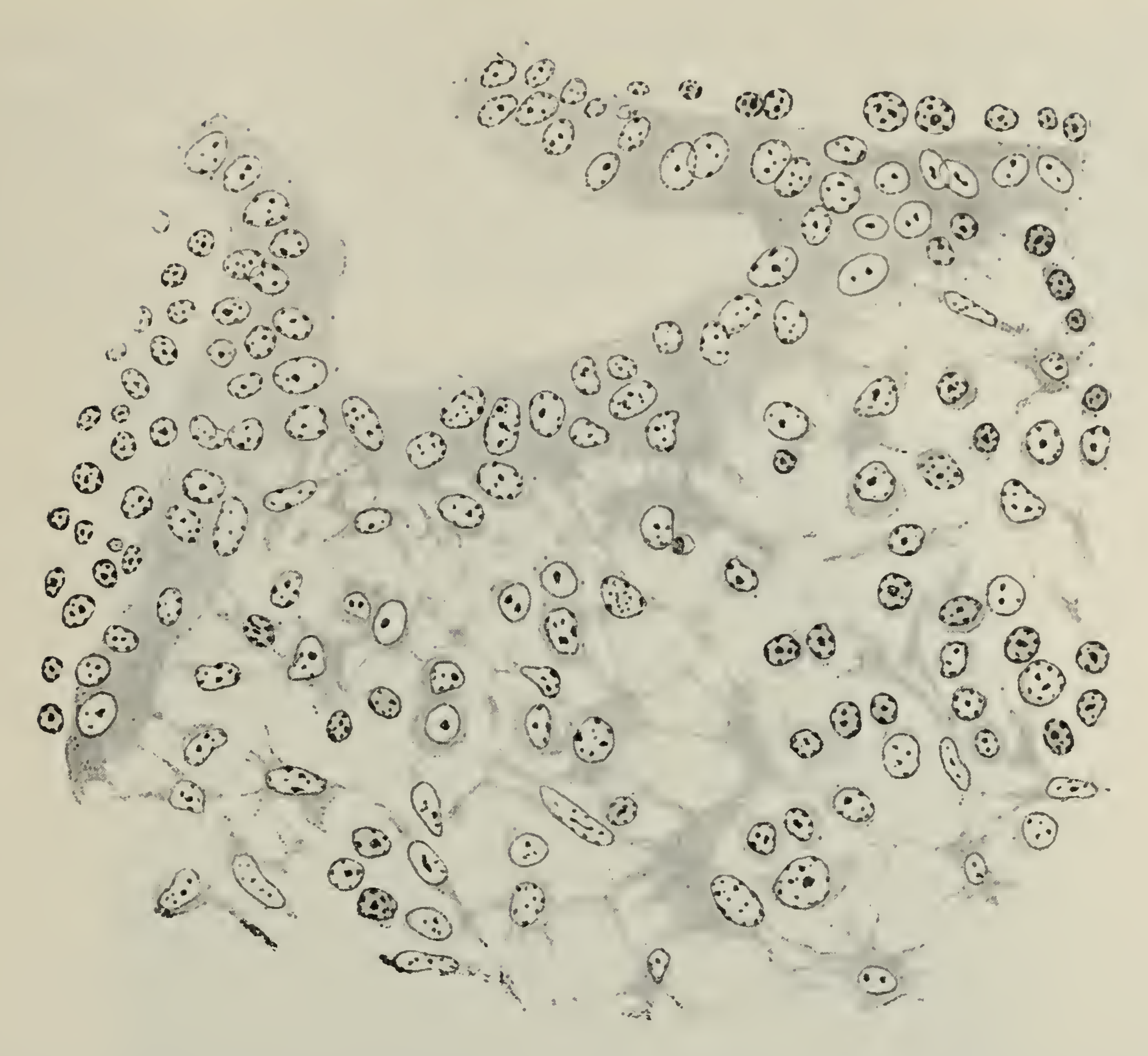


Fig. XCI. — *Pigeon de 2 mois* sacrifié après 9 jours de jeûne. — Collet d'un follicule. Substance médullaire dont les lymphocytes ont presque tous disparu. Il reste un réticulum épithélial en rapport de continuité avec l'épithélium qui revêt la cavité de l'organe.

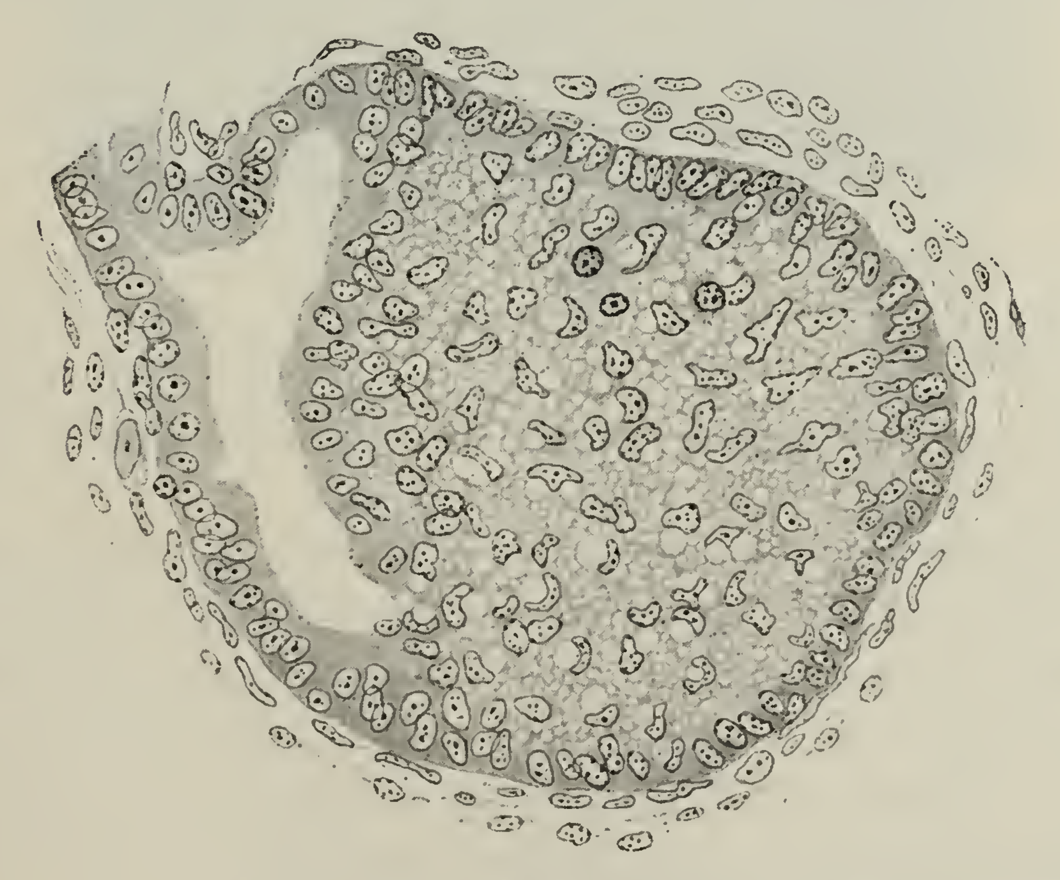


Fig. XCII. — *Pigeon de 2 mois à jeun.* — Même préparation. Follicule complètement involué et transformé en un bourgeon épithélial dont les cellules sont bourrées de vacuoles représentant chacune la place d'une gouttelette graisseuse. La substance corticale a disparu. Le bourgeon épithélial, constituant la trame de la substance médullaire, ne contient plus que trois lymphocytes.

tissu lymphoïde de l'appendice et de l'intestin sont aussi touchés. Il s'agit donc là d'une action générale. La lésion histologique est du reste partout la même : elle consiste dans la raréfaction des lymphocytes. L'ordre progressif indiquant l'intensité avec laquelle sont touchés les organes est à peu près le suivant :

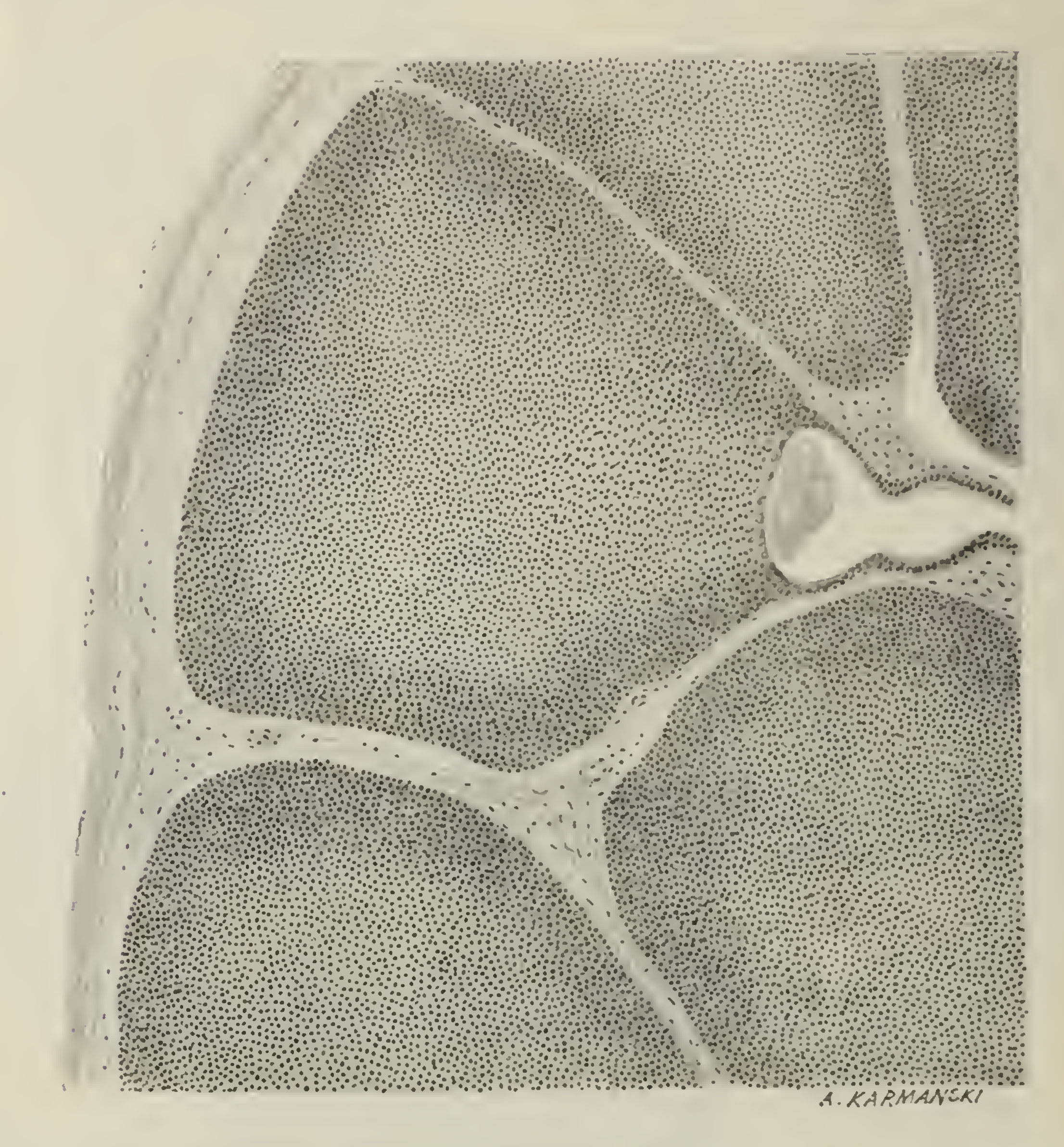


Fig. XCIII. — *Pigeon n° 13* (renourri pendant quinze jours après 8 jours de jeûne). — Coupe de la bourse de Fabricius montrant un follicule sectionné suivant son grand axe. — Grossissement de 90/1.

ganglions périphériques, ganglions mésentériques, moelle osseuse, rate, bourse de Fabricius, thymus.

La bourse de Fabricius et le thymus sont, sans aucun doute, les plus sensibles à cette action. L'influence de l'inanition a du reste été montrée d'abord sur le thymus, par Jonson (1909), chez le Lapin. Avec Levin (1911) j'ai vérifié le fait chez les Oiseaux. On trouvera dans la thèse de Levin (1912) une étude de cette involution du thymus par l'inanition[1].

1. Je ne puis citer ici les différents travaux qui ont trait aux rapports du tissu lymphoïde et des leucocytes avec la nutrition. J'aurai prochainement l'occasion de combler cette lacune.

Le thymus du jeûneur est diminué de volume d'une manière considérable. La substance corticale, très amincie, peut disparaître complètement; c'est donc la raréfaction des lymphocytes qui est, ici encore, le phénomène principal. En même temps, le réticulum qui forme le tissu de charpente apparaît avec plus de netteté. Une partie de ses éléments se transforment en



Fig. XCIV. — *Pigeon n° 14* (frère du n° 13), sacrifié après huit jours de jeûne. — Coupe de la bourse. Même grossissement que figure XCIII. Remarquer la diminution de volume considérable des follicules, la diminution d'épaisseur de la substance corticale et la raréfaction intense des lymphocytes dans la substance médullaire, souvent kystique. — Grossissement de 90/1.

cellules rondes isolées, cellules myoïdes rondes des auteurs ou corpuscules de Hassall monocellulaires. Certains d'entre eux présentent des phénomènes de dégénérescence nucléaire et doivent être considérés comme une forme d'involution des cellules du réticulum. Les relations directes du réticulum avec les corpuscules de Hassall apparaissent d'une manière fort nette à cause de la raréfaction des lymphocytes. Les corps de Hassall sont des centres d'involution des cellules du réticulum. En plus de son mouvement vers le corpuscule de Hassall, le réticulum

présente, dans chaque lobule, un mouvement centripète qui aboutit à la formation de grands kystes d'involution engloutissant un grand nombre de corpuscules.

Lorsque l'involution produite par le jeûne a été très accentuée, le lobule thymique est privé de ses lymphocytes et réduit à sa charpente; celle-ci laisse alors apercevoir souvent, à la périphérie, une zone dans laquelle les noyaux vésiculeux sont

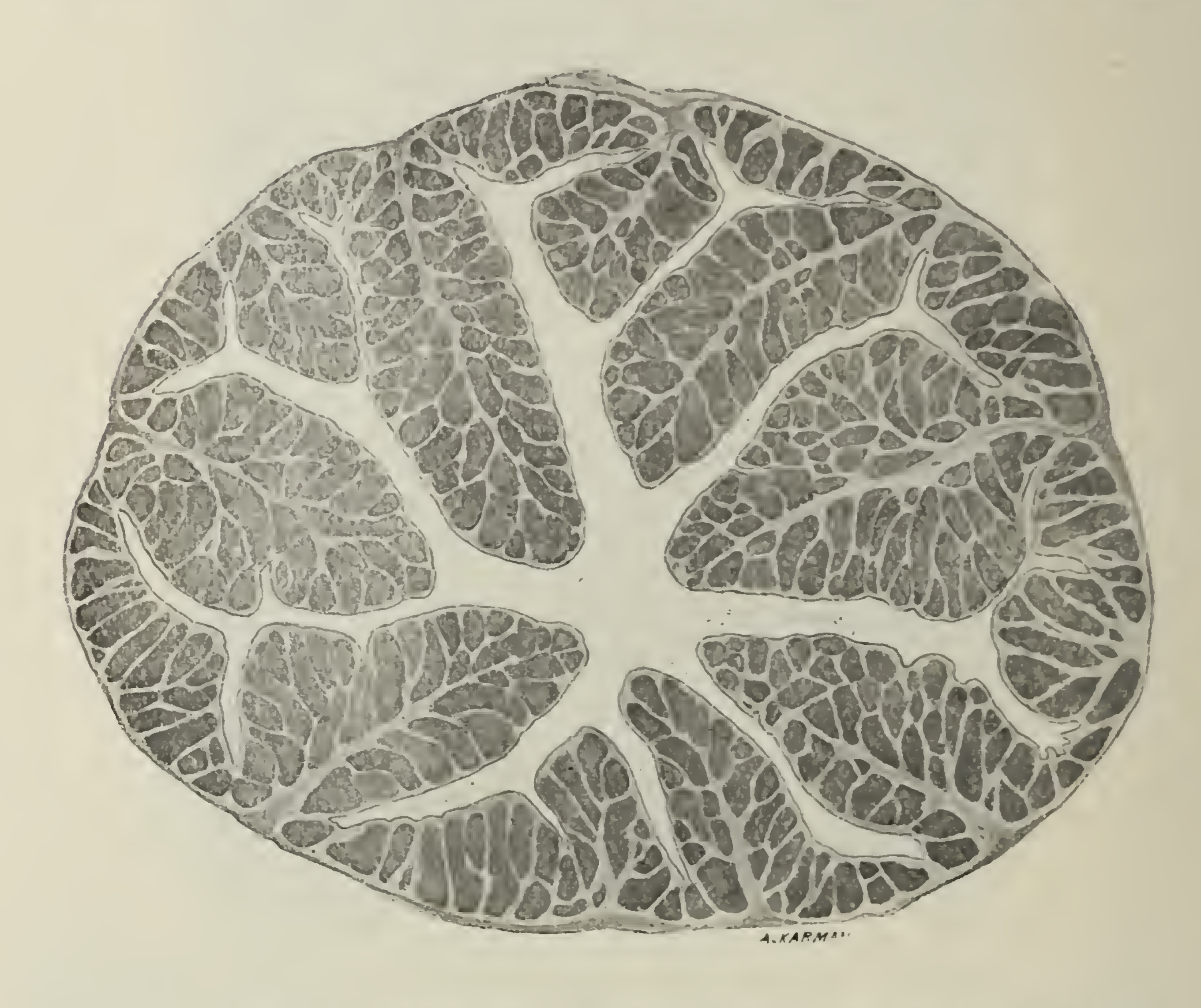


Fig. XCV. — *Poulet âgé de 2 mois* (n° 10). Témoin. — Coupe transversale de la bourse. — Grossissement de 10/1.

régulièrement disposés en palissade (*zone bordante* de **Hammar**). Comme celle de la bourse de Fabricius, l'involution du thymus causée par le jeûne n'est pas définitive. Lorsqu'on redonne de la nourriture aux animaux, le thymus se reforme. La substance corticale est à peu près reconstituée au bout de quinze jours.

Il est difficile de dire exactement comment se fait le repeuplement de la bourse de Fabricius et du thymus en lymphocytes, lors de la régénération après le jeûne. Je crois que ce repeuplement se fait surtout par la mitose des cellules anciennes qui

ont subsisté et que l'immigration de lymphocytes venus des vaisseaux est un phénomène secondaire.

Dans la rate et dans les ganglions, la raréfaction des lymphocytes commence dans les cordons lymphoïdes (cordons de la pulpe de la rate, cordons médullaires du ganglion); les follicules et les corpuscules de Malpighi sont atteints secondairement; bien que diminués de volume, ils subsistent fort longtemps ainsi que les centres germinatifs, et ne finissent par disparaître qu'à la suite d'un jeûne très rigoureux.

Dans la bourse de Fabricius en involution, et il en est de



Fig. XCVI. — *Poulet âgé de 2 mois* (n° 9), sacrifié après 3 semaines de jeûne mitigé ayant produit une diminution de 30 p. 100 du poids du corps. — Coupe transversale de la bourse, qui a perdu 63 p. 100 de son poids. Comparer avec le témoin de la même couvée, fig. XLV ; les deux figures sont à la même échelle ; remarquer la diminution considérable du volume des follicules. — Grossissement de 10/1.

même dans les différents organes lymphoïdes, on rencontre toujours, à côté des figures de dégénérescence pycnotique, des figures de division indirecte. Avec les progrès de l'involution, les mitoses diminuent progressivement; mais elles ne disparaissent complètement que dans des cas rares, à des phases très avancées de la régression, lors de lésions très intenses. Ces mitoses appartiennent, en grande majorité, à des lymphocytes; mais on en peut voir qui, pour la bourse de Fabricius et pour le thymus, appartiennent avec évidence à la charpente épithéliale. Cette persistance des mitoses nous explique comment la régénération est possible après l'atrophie accidentelle. Mais le phénomène n'appartient pas seulement à l'involution du jeûne; on peut le constater au cours de l'involution physiologique, qui, elle, est

définitive. Chez des Poulets agés de un an, dans la bourse réduite à un petit organe conique et fibreux, on trouvait, de place en place, des restes de follicules, bien reconnaissables à leur zone bordante encore très nette. Or, dans ces follicules en période d'atrophie manifeste et sans retour, les mitoses n'étaient pas rares. Dans des tissus en pleine régression, les divisions cellulaires peuvent donc persister avec une intensité relative; les cellules luttent contre les forces qui tendent à les faire disparaî-

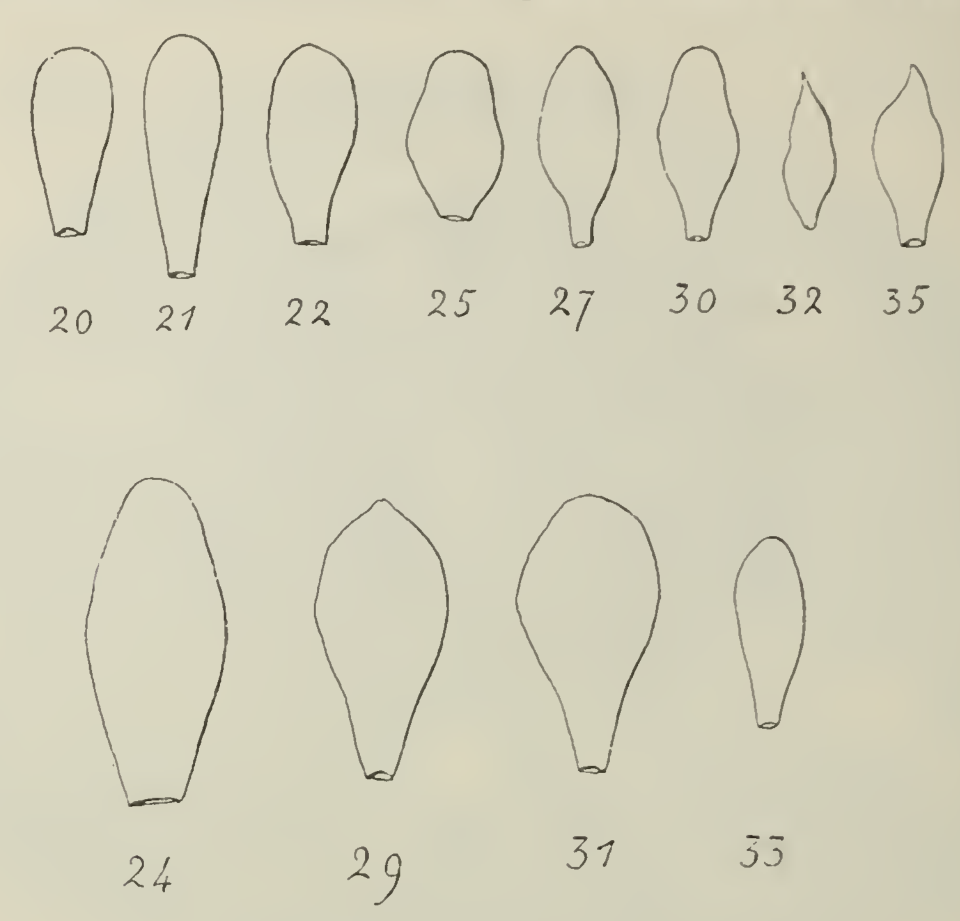


Fig. XCVII. — *Pigeons.* — Bourse de Fabricius. Grandeur nature. En haut, les animaux irradiés; en bas, les témoins. — Voir les tableaux d'expériences.

tre. Ces faits viennent à l'appui des idées que j'ai déjà eu l'occasion de soutenir à propos de la signification des figures de mitose que l'on trouve dans les tissus conservés *in vitro* (Jolly, 1910 *b*). Ces figures ne sont pas toujours les signes certains d'un accroissement véritable et progressif. De même, la présence d'un certain nombre de figures de pycnose n'indique pas nécessairement que le tissu va mourir. Tout est une question de degré. Pour juger le sens du phénomène, il faut savoir si l'effort de la division cellulaire est capable de prédominer sur les phénomènes de mort. Le tissu ne croîtra que si les cellules en voie de multiplication sont plus nombreuses que les cellules qui meurent ou qui disparaissent.

Involution due a l'irradiation

Nous venons de voir que le jeûne produit les mêmes effets sur la bourse de Fabricius et sur le thymus. On trouve encore, dans ces faits expérimentaux, des raisons de rapprocher les deux organes. Les cellules lymphoïdes réagissent d'une manière particulière; elles sont touchées électivement; elles se montrent ainsi très distinctes de la charpente, dont la nature épithéliale (dans la médullaire des follicules), est, pour la bourse de Fabricius, absolument évidente. Ces rapprochements conduisent tout naturellement à étudier les effets de l'irradiation que produisent sur le thymus des changements de même ordre. Rappelons en quelques mots l'état de la question.

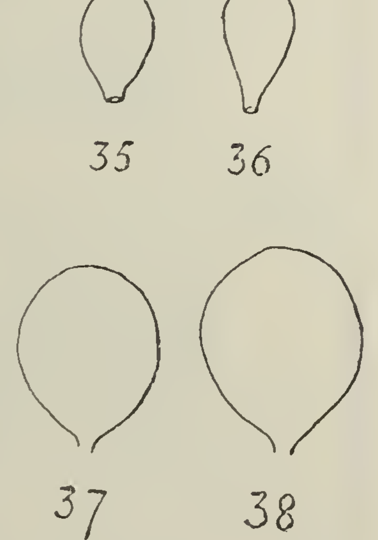


Fig. XCVIII. — *Poulets de la même couvée âgés de 3 mois.* — Bourse de Fabricius. En bas, témoins; en haut, animaux irradiés. Grandeur nature. Voir le tableau des expériences.

C'est **Heineke** (1903-1904) qui constate le premier la raréfaction des lymphocytes produite dans le tissu lymphoïde par les rayons X, mais ce sont surtout les expériences de **Rüdberg** (1907) chez le Lapin, qui démontrent cette action particulièrement nette et intense sur le thymus. Chez de jeunes Lapins de un à deux mois, l'irradiation provoque une perte de poids rapide du thymus qui peut atteindre, en quelques jours, 90 p. 100. A l'examen histologique, cette involution rapide et spéciale est caractérisée par une destruction des lymphocytes qui commence très peu de temps après l'irradiation. La substance corticale disparaît et toute la substance du thymus peut prendre l'aspect et structure de la médullaire. Le repeuplement du thymus en lymphocytes se fait, à partir du dixième jour environ, de la médullaire vers la corticale, par des lymphocytes immigrés venus de lymphatiques voisins.

Aubertin et Bordet (1909) confirment, chez le Chat et le Lapin, le fait principal, la raréfaction des lymphocytes, mais ils croient que l'involution est définitive.

Enfin **Regaud et Crémieu**, en 1911, font, chez le Chat, une

Poulets, de la même couvée, âgés de trois mois.

N° 37 ♂.	350-400 gr. Témoin.	Fabricius. Thymus . Rate . . .	0.77 (0.00192) 1.25 (0.00312) 0.55 (0.00137)	Moyenne des coefficients par gramme d'animal :
N° 38 ♂.	370-425 gr. Témoin.	Fabricius. Thymus . Rate . . .	0.98 (0.00230) 1.10 (0.00258) 0.46 (0.00108)	Fabricius . . . 0.00211 Thymus . . . . 0.00285 Rate. 0.00122
N° 35 ♂.	380-375 gr. Irradié. Durée : 1 heure. Filtre : 2 mm. 58. Distance : 17 cm. Dose : 22 unités H. Sacrifié 4 jours après l'irradiation.	Fabricius. Thymus . Rate . . .	0.18 0.45 0.27	P. 100. Perte de poids. 76.6 — 58.7 — 36.9
N° 36 ♂.	375-330 gr. Irradié. Même durée. Même filtre. Même distance. Dose : 16 unités H. Sacrifié 4 jours après l'irradiation.	Fabricius. Thymus . Rate . . .	0.20 0.20 0.17	— 74.6 — 81 — 35.5

Pigeons de deux mois et demi (*Témoins*).

N° 24 ♀.	390 gr. Témoin.	Fabricius . . . . . . Thymus . . . . Rate.	1.24 0.50 1.97	0.00317 0.00128 0.00505
N° 31 ♂.	415 gr. Témoin.	Fabricius . . . . . . Thymus . . . . Rate.	0.90 1.20 0.53	0.00216 0.00289 0.00127
N° 33 ♀.	340 gr. Témoin.	Fabricius . . . . . . Thymus . . . . Rate	0.21 0.85 0.23	0.00061 0.00250 0.00067
N° 29 ♂.	450 gr. Témoin.	Fabricius . . . . . . Thymus . . . . Rate.	0.74 0.48 1.10	0.00164 0.00106 0.00244

Moyenne des coefficients par gramme d'animal.

Fabricius 0.00189
Thymus 0.00193
Rate. 0.00270

Pigeons irradiés âgés de deux mois et demi.

				Diminution p. 100.
N° 30 ♂.	508 gr. le 4 février. Fabricius. . 0.96 Thymus . . 0.98 Rate 1.37	Irradié le 5 février. 20 unités H.	Sacrifié 17 heures après la fin de l'irradiation le 6 février. Poids : 430 gr. Fabricius. . . . 0.27 Thymus . . . . 0.50 Rate 0.65	 15.3 *71.8* 48.9 52.5
N° 25 ♂.	410 gr. le 11 novembre. Fabricius. . 0.77 Thymus . . 0.79 Rate 1.10	Irradié le 12 novembre. 12 unités H.	Sacrifié 24 heures après le 13 novembre. Poids : 380 gr. Fabricius. . . . 0.34 Thymus . . . . 0.47 Rate 0.94	 7,3 *55,8* 41 14.5
N° 21 ♂.	450 gr. le 29 octobre. Fabricius. . 0.85 Thymus . . 0.86 Rate 1.21	Irradié le 30 octobre. 10 unités H.	Sacrifié 42 heures après, le 1er novembre. Poids : 410 gr. Fabricius. . . . 0.32 Thymus . . . . 0.32 Rate 0.63	 8.8 *62.3* 62.7 47.9
N° 20 ♂.	410 gr. le 29 octobre. Fabricius. . 0.77 Thymus . . 0.79 Rate 1.10	Irradié le 30 octobre. 13 unités H.	Sacrifié 5 jours après, le 4 novembre. Poids : 330 gr. Fabricius. . . . 0.25 Thymus . . . . 0.28 Rate 0.85	 19.5 *67.5* 64.5 22.7
N° 27 ♂.	440 gr. le 21 novembre. Fabricius. . 0.83 Thymus . . 0.84 Rate 1.18	Irradié le 22 novembre. 16 unités H.	Sacrifié 6 jours après, le 28 novembre. Poids : 393 gr. Fabricius. . . . 0.21 Thymus . . . . 0.73 Rate 1.16	 10.6 *74.6* 13
N° 22 ♂.	575 gr. le 11 novembre. Fabricius. . 1.08 Thymus . . 1.10 Rate 1.55	Irradié le 12 novembre. 10 unités H.	Sacrifié 8 jours après, le 20 novembre. Poids : 530 gr. Fabricius. . . . 0.38 Thymus . . . . 0.70 Rate 2.23	 7.8 *64.8* 36.3
N° 32 ♀.	388 gr. le 4 mars. Fabricius. . 0.73 Thymus . . 0.74 Rate 1.04	Irradié le 5 mars. 20 unités H.	Sacrifié 8 jours après, le 13 mars. Poids : 360 gr. Fabricius. . . . 0.10 Thymus . . . . 0.45 Rate 0.19	 7.2 *86,3* 39.2 81.7
N° 35 ♀.	465 gr. le 6 mars. Fabricius. . 0.87 Thymus . . 0.89 Rate 1.25	Irradié le 7 mars. 20 unités H.	Sacrifié 8 jours après, le 15 mars. Poids : 420 gr. Fabricius. . . . 0.20 Thymus . . . . 0.49 Rate 0.26	 9,6 *77* 44.9 79.6
N° 26 ♀.	445 gr. le 21 novembre. Fabricius. . 0.84 Thymus . . 0.85 Rate 1.20	Irradié le 22 novembre. 18 unités H.	Sacrifié 18 jours après, le 10 décembre. Poids : 400 gr. Fabricius. Pas trace. Thymus . Impondérable(0.15?). Rate . . . 1.01	

étude méthodique et approfondie de l'involution du thymus par les rayons X, dont on trouvera l'exposé complet dans la thèse de Crémieu (1912). L'involution causée par les rayons X est caractérisée par la pycnose des cellules lymphoïdes et la résorption de leurs débris par les cellules de stroma. Le réticulum devient plus compact, les corpuscules de Hassall s'hypertophient, et l'organe, finalement très réduit, est envahi par des tractus de sclérose partis de la basale périlobulaire. La régénération s'effectue, pour les petites cellules lymphoïdes et pour les

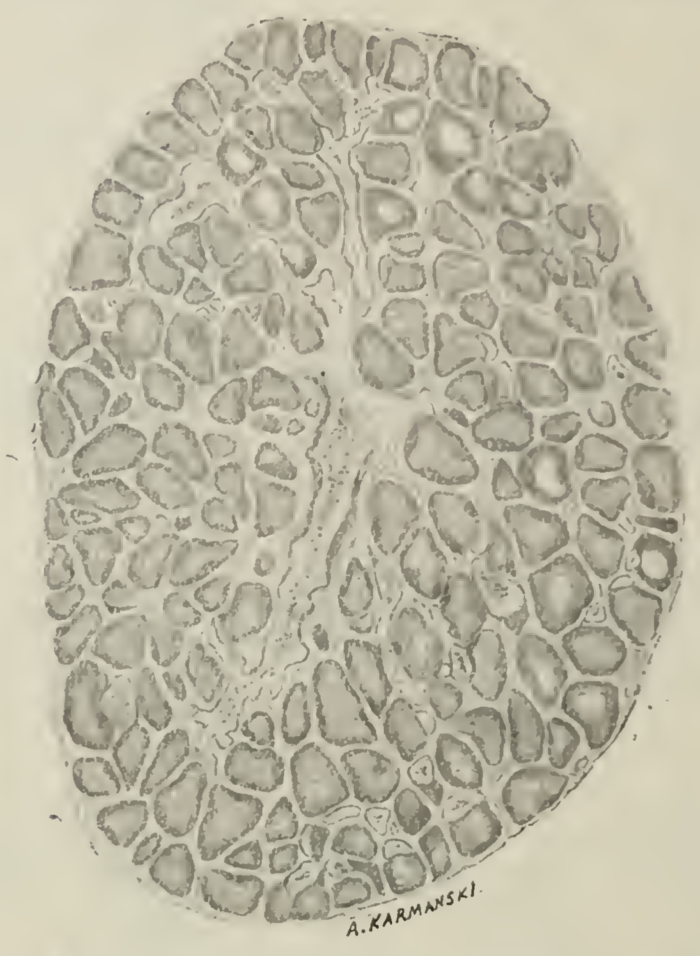


Fig. XCIX. — *Pigeon de 2 mois et demi* (n° 25) appartenant à la même paire que le n° 24. sacrifié 24 heures après l'irradiation de la bourse. — Coupe de la bourse figurée à la même échelle que fig. C. Remarquer la diminution de volume des follicules et la raréfaction des lymphocytes. — Grossissement de 12/1.

cellules du réticulum, par mitose des éléments restés intacts; le thymus est revenu à la normale vers le trentième jour.

La régénération ne se produit pas toujours; elle dépend de l'intensité de l'irradiation; on peut, par une irradiation très intense, ou par des irradiations répétées, arriver à produire une atrophie définitive.

L'étude du thymus irradié permet de conclure à la nature épithéliale des cellules du stroma. Les corpuscules de Hassall résultent de l'agglomération et de la dégénérescence des cellules du stroma vieillies; on les voit s'accroître constamment

à la périphérie par l'apport de nouvelles cellules et se résorber au centre. Toutes les cellules du stroma sont destinées à disparaître dans les corpuscules de Hassall, qui sont soumis à une évolution incessante. Les petites cellules évoluent de la péri-

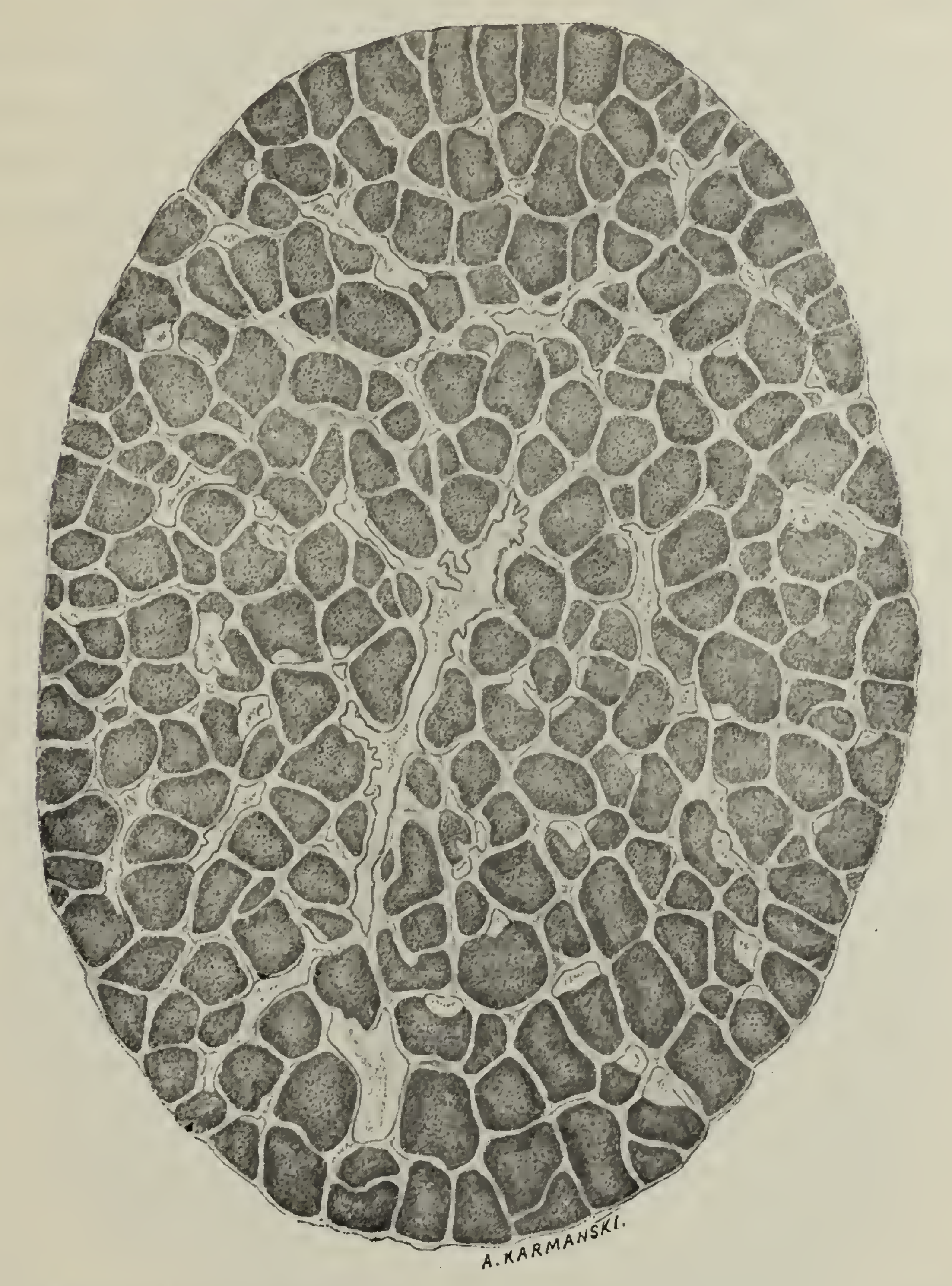


Fig. C. — *Pigeon de 2 mois et demi* (n° 24). — Témoin. Coupe transversale de la bourse. — Grossissement de 12/1.

phérie vers le centre. Les mitoses du stroma se trouvant à la périphérie du lobule, et les corpuscules de Hassall existant au centre de celui-ci, on est conduit à admettre, pour les cellules du réticulum comme pour les cellules lymphoïdes, une évolution centripète continuelle.

Je viens de donner, avec quelques détails, les conclusions de **Regaud et Crémieu**, parce que les résultats de l'irradiation

dans la bourse sont très comparables, et conduisent à des rapprochements utiles, qui éclaireront la structure et la signification des deux organes.

J'ai étudié l'action des rayons X sur la bourse du Pigeon et du Poulet. Comme dans les expériences d'inanition, j'ai choisi des Pigeons âgés de deux mois et demi, nourris et observés au laboratoire depuis une quinzaine de jours, utilisant le plus souvent, comme témoin, un des animaux de la même paire; les Poulets étaient âgés de trois mois avec des témoins de la même couvée.

Les oiseaux, immobilisés sur le dos dans une gouttière, et les pattes maintenues écartées, étaient irradiés sur la région cloacale. Dose : 10 à 20 unités H. — Filtre aluminium : 2 mm. 58. — Distance peau-anticathode : 19 centimètres environ. Durée de l'irradiation : une à deux heures suivant les expériences.

Les effets produits par l'irradiation sont intenses et rapides. Au bout de dix-huit heures, on peut déjà les apprécier facilement. La bourse est diminuée de volume et de poids. En vingt-quatre à quarante-huit heures, cette diminution de poids, calculée d'après les témoins, peut atteindre parfois 75 p. 100, comme on le voit dans les tableaux résumant les expériences.

Comme on peut le constater par les chiffres des tableaux, la plupart des animaux maigrissent après l'irradiation. Cet amaigrissement est surtout en rapport avec la diarrhée qui est constante et qui paraît être une conséquence de l'action des rayons X sur l'intestin. L'atrophie considérable de la bourse de Fabricius n'est cependant pas imputable à l'amaigrissement. La perte de poids du corps a été de 7 à 19 p. 100, et le plus souvent, elle a atteint à peine 10 p. 100. Une perte de poids de 10 p. 100 serait insuffisante à expliquer les chutes de 70 à 80 p. 100 qu'on constate quelquefois. L'examen histologique montre, du reste, des lésions distinctes de celles que provoque l'inanition.

Ce qui frappe d'abord dans cette involution, c'est sa rapidité; ainsi, chez le Pigeon n° 30, déjà après dix-sept heures, à la suite de l'absorption d'une forte dose, il est vrai, on observe une diminution qui, calculée d'après les témoins, peut être

évaluée à 71,8 p. 100. Cependant, malgré les variations indi-



Fig. CI. — *Pigeon* (n° 30), sacrifié 17 heures après l'irradiation. — Bourse de Fabricius; follicule sectionné suivant son grand axe. Il est presque complètement privé de ses lymphocytes et réduit à sa charpente épithéliale. De place en place, on voit des amas fortement colorés en noir par l'hématoxyline au fer et qui sont des produits de destruction de lymphocytes. — Grossissement de 225/1.

viduelles, c'est au bout de quelques jours, en général, qu'on observe le maximum des lésions; voici les moyennes :

a) Pigeons sacrifiés de dix-sept à quarante-deux heures après l'irradiation : 63,3 p. 100.

b) Pigeons sacrifiés de cinq à huit jours après l'irradiation : 74 p. 100.

Le résultat est aussi, dans une certaine mesure, propor-

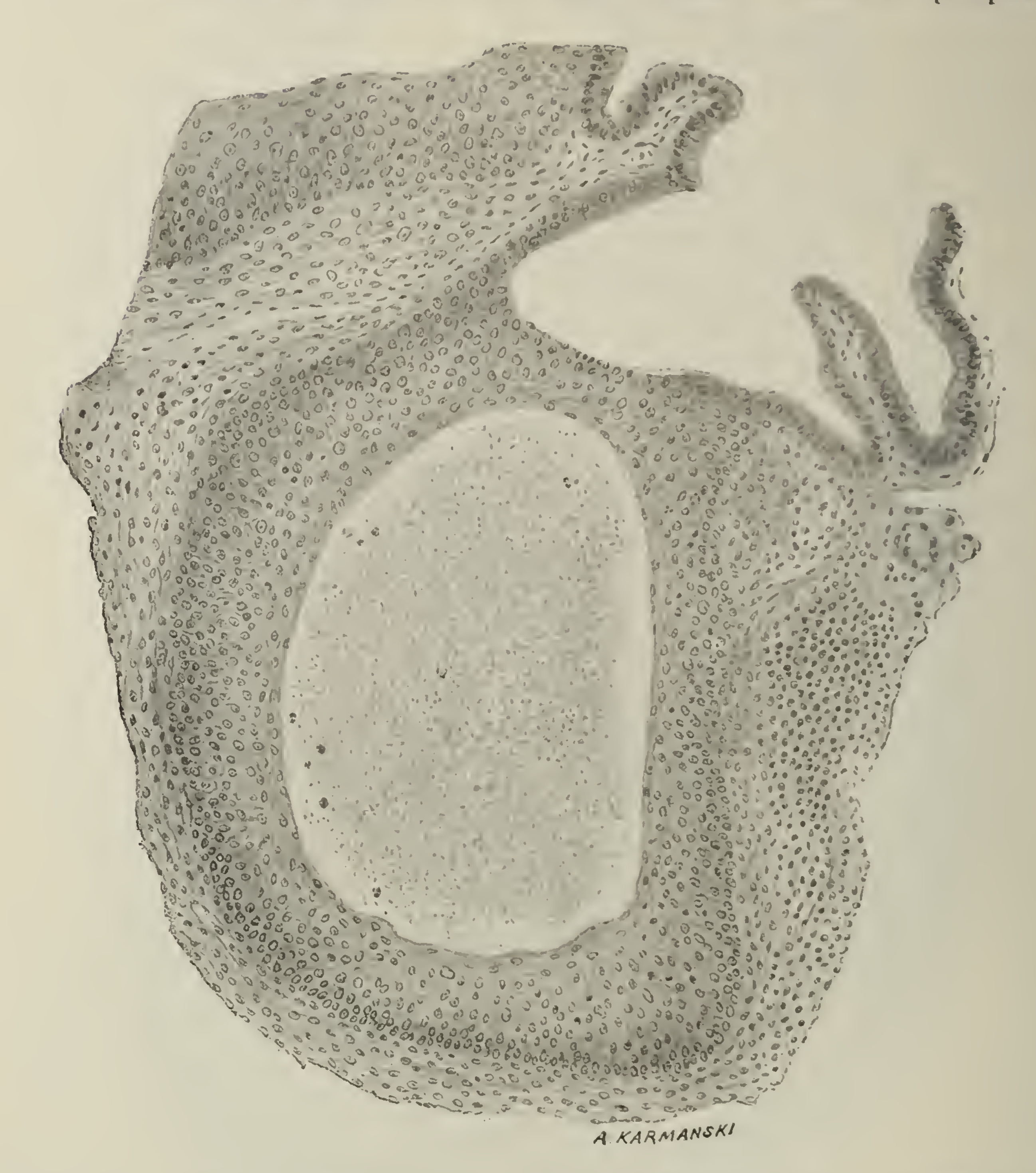


Fig. CII. — *Pigeon ♂ de 2 mois et demi* (nº 25) sacrifié 24 heures après l'irradiation de la bourse. — Follicule complètement involué et transformé en un kyste à parois épithéliales. A droite, restes de la substance corticale. — Grossissement de 200/1.

tionnel à l'intensité de l'irradiation, à la dose des rayons absorbés :

Pigeons sacrifiés de cinq à huit jours après l'irradiation :

a) Dose : 10 à 13 Unités H = 66,1 p. 100.

b) Dose : 16 à 20 Unités H = 78,9 p. 100.

Si on associe les deux actions (celle de la dose et celle du

temps), comme dans l'expérience Pigeon n° 26, sacrifié après dix-huit jours et ayant reçu 18 Unités H, ont peut obtenir la destruction complète de la bourse. Il est probable que pour



Fig. CIII. — *Pigeon ♂* (n° 20) *sacrifié 5 jours après l'irradiation de la bourse.* — Follicule involué en train d'éliminer ses lymphocytes détruits (granules colorés par l'hématoxyline au fer). En haut de la figure, follicules à un stade plus avancé de l'involution. — Grossissement de 180/1.

obtenir une régénération, il aurait fallu employer des doses plus faibles.

Comme on le voit, d'après les chiffres que je donne ici, la rate est souvent diminuée de poids, pas toujours cependant; elle se trouve dans la zone d'irradiation, mais trop profondément située pour être fortement atteinte. Ce qui est plus frap-

pant, c'est l'involution presque constante du thymus. Le fait est assez curieux, étant données la position de l'animal et la direction des rayons. Dans les dernières expériences avec les Pigeons et dans toutes les expériences avec les Poulets, le thymus a été protégé. Malgré cette protection, il a été touché et très fortement, comme le montrent la diminution de poids et l'examen



Fig. CIV. — *Pigeon ♂ de 2 mois et demi* (n° 20) *sacrifié 5 jours après l'irradiation de la bourse.* — Follicule complètement involué et transformé en une crypte épithéliale dont la cavité, en continuité avec la cavité glandulaire générale, est remplie de leucocytes. — Grossissement de 260/1.

histologique. La perte légère de poids du corps est-elle suffisante pour expliquer cette involution? c'est peu probable. Il faut penser plutôt à une action des rayons X, mais peut-être différente de celle qui a été observée jusqu'ici. C'est là un point que je laisse de côté pour le moment et que nous sommes en train d'étudier, M. Regaud et moi.

Les lésions de la bourse qu'on observe au microscope rendent compte de la diminution de volume et de poids. Elles

sont très précoces et apparaissent déjà nettement après 17 à 24 heures. Les follicules sont plus petits. Les lymphocytes ont en partie disparu ou sont en voie de destruction. La substance corticale de chaque follicule est nettement diminuée d'épaisseur; par places elle n'existe plus, on ne voit plus que sa charpente conjonctive et vasculaire. Dans la substance



Fig. CV. — *Pigeon ♂ de 2 mois et demi* (n° 20) *sacrifié 5 jours après l'irradiation de la bourse.* — Celle-ci est complètement involuée. Presque tous les follicules sont transformés en culs-de-sac épithéliaux d'apparence glandulaire. — Grossissement de 95/1.

médullaire, les lymphocytes sont raréfiés; le réticulum cellulaire apparaît avec netteté; dans ses mailles, on voit beaucoup de lymphocytes en pycnose et des boules volumineuses plus ou moins agglomérées d'une substance homogène prenant fortement l'hématoxyline et qui représentent des résidus de lymphocytes détruits.

A un stade plus avancé de la lésion, les lymphocytes sont encore plus raréfiés; la substance corticale n'existe plus; le follicule est réduit à la substance médullaire limitée par une couche bordante épithéliale très régulière. La charpente cellulaire apparaît comme une fine dentelle dont la plupart des lym-

phocytes ont été chassés. L'aspect rappelle un peu celui des coupes de ganglions lymphatiques traités par le pinceau. Les lymphocytes en destruction s'accumulent dans des kystes et dans l'antre du follicule, et sont rejetés par masses considérables dans la cavité de la bourse. Dans les kystes folliculaires et dans l'antre du follicule, ces produits de destruction ont l'aspect de granulations arrondies, énergiquement colorées par l'hématoxy-

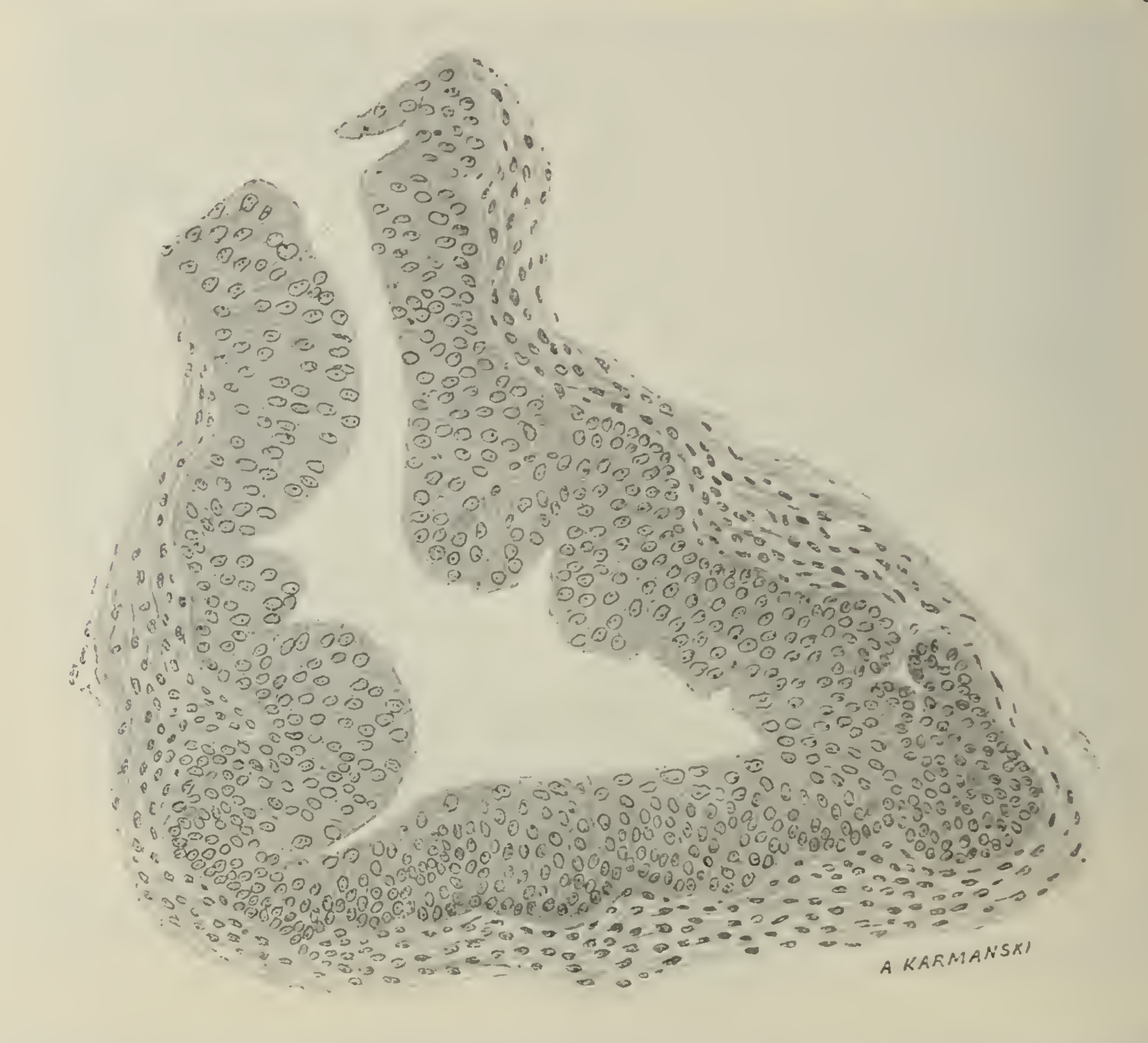


Fig. CVI. — *Pigeon ♂ de 2 mois et demi* (nº 20) *sacrifié 5 jours après l'irradiation de la bourse.* — Follicule complètement involué et transformé en une crypte épithéliale. — Grossissement de 260/1.

line au fer, au milieu desquelles on rencontre des amas plus volumineux. Dans certains cas, ils apparaissent sous forme de masses albumineuses informes, de liquides coagulés par les réactifs qui remplissent quelquefois une grande partie de la lumière glandulaire.

Le réticulum épithélial de la substance médullaire, privé de la plus grande partie de ses lymphocytes, subit alors une contraction qui transforme le follicule en un petit lobule épithélial compact, souvent kystique, ou bien en une ampoule ou cul-de-sac

dont le revêtement épithélial, d'épaisseur variable, se continue sans ligne de démarcation avec celui qui revêt la cavité de la bourse. Par ce mécanisme, un certain nombre de follicules s'effacent et disparaissent. Finalement, la bourse est transformée en un organe purement épithélial : les follicules n'apparaissent plus que sous forme de bourgeons ou de culs-de-sac épithéliaux, comme au début de l'histogenèse.

Chez le Poulet, les franges ou plis de la muqueuse sont conservés, mais ils sont plus petits, et chaque follicule n'est plus représenté que par un bourgeon épithélial. Chez le Pigeon, le follicule complètement transformé, a l'aspect d'un cul-de-sac épithélial. Il se reconnaît encore quelque temps à cause de l'épaisseur plus grande de l'épithélium, à cause de la présence de produits de destruction cellulaire dans la cavité; finalement, il ne se distingue plus des anfractuosités de la cavité de la bourse. Chez le Pigeon, comme chez le Poulet, les follicules purement épithéliaux peuvent arriver à disparaître; la bourse n'est plus qu'une poche glandulaire plissée, revêtue d'un épithélium cylindrique. En certains points, les culs-de-sac épithéliaux, chez le Pigeon, arrivent au contact et semblent même se souder, comme on le voit pendant l'histogenèse chez le Serin.

Ces lésions produites par l'irradiation sont absolument du même ordre que celles qu'on obtient dans le thymus par la même cause. Mais, par suite de la disposition spéciale des follicules de la bourse (continuation de la substance médullaire avec l'épithélium de revêtement), la transformation d'un organe lymphoïde en un organe épithélial est ici beaucoup plus nette. Les résultats ressemblent à ceux qu'on obtient avec le jeûne, mais les lésions sont beaucoup plus brutales et précoces. Avec les rayons X, la majorité des lymphocytes sont détruits et éliminés par la cavité de la glande. Dans le jeûne, ces phénomènes de destruction sont beaucoup moins intenses; ils se produisent lentement, progressivement; une partie des lymphocytes semble être résorbée; beaucoup d'entre eux sont repris par la circulation générale. Mais le résultat, le phénomène essentiel, la raréfaction et même la disparition élective des lymphocytes est le même.

A la suite de la publication des conclusions de mes expériences sur le jeûne, **Unzeitig** (1912 et 1913) a fait agir les rayons X sur la bourse du Poulet et a obtenu l'atrophie de l'organe. Il emploie des Poulets de 6 semaines, 8 semaines, 6 mois et 6 mois et demi, qu'il sacrifie de 1 à 21 jours après une irradiation d'une demi-heure à 2 heures. Les pesées, par comparaison avec des témoins, montrent une diminution de poids très nette. L'examen microscopique permet de constater, comme dans nos expériences, que l'atrophie porte sur le tissu lymphoïde des follicules. La substance corticale est diminuée d'épaisseur ou disparue ; la raréfaction des lymphocytes fait apparaître avec plus de netteté la substance médullaire.



Fig. CVII. — *Poulet de 3 mois* (n° 36) *sacrifié 4 jours après l'irradiation de la bourse.* — Coupe transversale de toute la bourse. Atrophie complète des follicules réduits à de petits bourgeons épithéliaux presque invisibles à cette échelle. — Grossi 7 fois.



Fig. CVIII. — *Poulet de 3 mois* (n° 38) témoin de la même couvée que le n° 36. — Coupe transversale de la bourse de Fabricius. — Grossi 7 fois. Comparer avec la figure CVII dessinée à la même échelle.

Les premières expériences de **Unzeitig** (série I et série II) se rapportent à des Poulets de 6 mois et 6 mois et demi. D'après

mes observations, à cet âge, la bourse du Poulet est en pleine involution. Les deux témoins sacrifiés dans ces deux séries d'expériences ont comme poids de la bourse : 0,98 et 1,37. Ce sont là évidemment des chiffres très faibles; car chez des individus dont le poids oscille, comme ici, autour de 1 000 grammes. le poids de la bourse bien développée est de 2 à 3 grammes,



Fig. CIX. — *Poulet ♂ de 3 mois* (n° 35) *sacrifié 4 jours après l'irradiation de la bourse.* — Follicule complètement involué. Dans le bourgeon épithélial et autour de lui, produits de destruction de lymphocytes. — Grossissement de 450/1.

Mais, comme le poids de l'organe, chez les animaux irradiés, est sensiblement plus faible, on peut à la rigueur conclure de ces expériences que l'irradiation active l'involution physiologique en fait sentir ses effets, même sur des organes dont l'involution naturelle est déjà commencée.

De ses expériences, **Unzeitig** conclut à la possibilité de la régénération de la bourse. A vrai dire, si l'on excepte le Poulet n° 12 de la série IV, sacrifié après vingt et un jours, l'auteur n'indique pas d'une manière bien nette comment il peut la reconnaître. Les animaux sacrifiés après sept jours, huit jours, neuf jours, quatorze jours, ont, comme poids de la

bourse, 0 gr. 35, 0 gr. 31, 0 gr. 58, 0 gr. 32, poids qui par comparaison avec le poids moyen (1 gr. 24) d'animaux du même âge (deux mois) sont des poids très faibles indiquant encore une involution avancée. Chez le Poulet 12 au contraire, après vingt et un jours, à la suite d'une irradiation de deux heures, la bourse pèse 1 gr. 82, poids normal à cet âge, et alors que, chez les animaux irradiés dans les mêmes conditions et sacrifiés



Fig. CX. — *Poulet ♂ de 3 mois sacrifié 4 jours après l'irradiation de la bourse.* — Follicule complètement involué et réduit à un petit bourgeon épithélial dans lequel on voit des produits de destruction de lymphocytes. A gauche en haut, mitose d'une cellule épithéliale. — Grossissement de 450/1.

de deux à quatorze jours, elle pèse 0 gr. 31 et 0 gr. 72. A l'examen histologique, les follicules ressemblaient à ceux des animaux neufs, comme le montre très nettement la figure IV de l'auteur.

Il résulte donc de cette observation que la régénération est possible, mais pour l'obtenir à coup sûr, il faudra évidemment employer des doses plus faibles que celles qui ont été utilisées.

Unzeitig, qui admet avec son maître **Schumacher** la théorie de la transformation des cellules épithéliales du bourgeon médullaire en cellules lymphoïdes, fait remarquer que la substance

corticale paraît se régénérer avant la médullaire. Il laisse de côté la question de l'origine des nouveaux lymphocytes pendant la régénération, qu'il n'a pu éclaircir, mais il croit probable qu'ils proviennent de la substance corticale et des capillaires. Ce serait là pourtant un fait en faveur de la théorie de l'immigration.

L'auteur admet que, pendant la régénération, l'épithélium pousse de nouveaux bourgeons, comme pendant l'histogenèse, bourgeons qui doivent servir à former de nouveaux follicules. Mais il ne semble pas avoir vu nettement le fait et il l'admet plutôt d'une manière théorique. Il serait très important de pouvoir le constater, ce que je n'ai pas réussi à faire. Il résulte de ces considérations qu'il y aurait un grand intérêt à suivre de près la régénération de la bourse après son involution complète par l'irradiation; j'espère pourvoir bientôt compléter cette lacune.

Comme dans mes expériences, Unzeitig a observé une diminution de poids des animaux dans les jours qui suivent l'irradiation, et une diminution de poids de la rate.

X. — LA BOURSE DE FABRICIUS CONSIDÉRÉE COMME LE TYPE D'UN ORGANE LYMPHO-ÉPITHÉLIAL

L'étude que nous venons de faire de l'évolulion des follicules de la bourse de Fabricius se rattache à l'histoire des relations du tissu lymphoïde et du tissu épithélial endodermique. Réduite à ses faits les plus simples, cette évolution consiste dans la formation d'un épaississement du revêtement épithélial, bientôt envahi par les lymphocytes. Les cellules épithéliales subsistent; elles se prètent à cet envahissement et forment un réticulum dans les mailles duquel se trouvent les lymphocytes. L'étude de l'involution, en nous montrant la disparition des lymphocytes et la conservation de la trame épithéliale, confirme cette interprétation. Dans ce nodule, les cellules épithéliales forment la charpente, le support des lymphocytes. Le tissu de la substance médullaire n'est donc pas un tissu lymphoïde, mais un tissu

lympho-épithélial[1]. Quant à la substance corticale, seule vascularisée, elle est purement d'origine mésenchymateuse; la trame qui contient les lymphocytes est de nature conjonctive.

La structure réticulée du tissu épithélial de la substance médullaire rappelle beaucoup le tissu de la pulpe de l'organe adamantin. On sait que ce tissu, dont la nature épithéliale n'est pas douteuse, a pu, par son aspect, être rapproché du tissu muqueux conjonctif. Il est formé de cellules à prolongements délicats anastomosés entre lesquels se trouve un liquide albuminoïde. On trouve tous les passages entre les cellules étoilées et celles qui forment les feuillets de l'organe. Des transformations cellulaires analogues se voient plus tard, au moment de l'éruption des dents, au sein du revêtement épithélial d'origine malpighienne qui entoure la couronne de la dent (**Malassez et Galippe**, p. 66). On trouve, en effet, des épaississements dans lesquels les cellules polyédriques s'écartent progressivement les unes des autres. Leurs filaments d'union deviennent moins nombreux, plus volumineux et plus longs, de sorte que l'aspect de ces éléments se rapproche de la forme étoilée des cellules de la pulpe adamantine. Enfin, on sait que ces différents aspects étoilés des cellules épithéliales se retrouvent dans les épithéliomas adamantins dont **Malassez** a montré la formation aux dépens de débris épithéliaux paradentaires.

Dans les follicules de la bourse de Fabricius, la transformation du bourgeon épithélial en un réseau cellulaire extrêmement lâche représente une simple adaptation fonctionnelle; la nature des cellules n'est en rien changée; seule leur forme s'est modifiée, et la preuve, c'est que cette modification n'a qu'une durée relative et qu'au moment de l'involution, quand disparaissent les lymphocytes, les cellules épithéliales se resserrent et reconstituent un bourgeon épithélial compact. Du reste, pendant que les cellules épithéliales forment un réseau, ce réseau est en relation directe avec des cellules dont la disposition reste nettement épithéliale. La charpente de la substance médullaire est donc épithéliale, et reste telle pendant tout le temps de son évolution.

1. Le terme de *lymphothélial* a déjà été employé dans le même sens, à propos du thymus, par **Ver Eecke** (1899).

La bourse de Fabricius n'est pas le seul organe dans lequel on peut observer des relations aussi étroites entre un épithélium endodermique et un tissu lymphoïde mésenchymateux sous-jacent. On peut, en effet, trouver, dans l'organisme, tous les stades de ces relations, depuis les plus simples jusqu'aux plus compliqués.

Sur toute la hauteur du tube digestif, chez presque tous les Vertébrés, on observe dans le tissu conjonctif de la muqueuse, des cellules lymphoïdes, soit disséminées et clairsemées, soit accumulées en amas plus ou moins importants. Dans tous ces points, les cellules lymphoïdes arrivent jusqu'au contact de l'épithélium et le pénètrent. Il ne s'agit jusqu'ici que d'un phénomène banal; mais en certains points, les cellules lymphoïdes se groupent en amas sous-épithéliaux, qui forment des saillies ou follicules à la surface de la muqueuse. Enfin ces amas peuvent être beaucoup plus importants, constitués par l'association de nodules lymphoïdes comme les plaques de Peyer, ou formant, en des points fixes, de véritables organes comme les amygdales. Voici donc déjà plusieurs stades de cette complication croissante : infiltration diffuse, nodules lymphoïdes ou follicules disséminés, amas de follicules, agminés en des points absolument fixes.

Ce qu'il y a de particulier dans ces formations anatomiques, c'est que l'épithélium de revêtement participe à leur structure. Quelquefois l'épithélium est plus ou moins épaissi et présente des dépressions; dans d'autres cas, c'est autour de véritables cryptes que se localise le tissu lymphoïde; enfin le revêtement épithélial peut former une saillie, papille ou pli, et le tissu lymphoïde est localisé dans cette saillie ou dans ce pli. Dans ces différents cas, les lymphocytes atteignent l'épithélium superficiel, le perforent, le découpent plus ou moins, de telle sorte que l'organe est formé de deux parties : un revêtement épithélial plus ou moins associé aux lymphocytes migrateurs, un tissu lymphoïde mésodermique sous-jacent. Prenons des exemples concrets de cette complication progressive :

1° *Infiltration diffuse.* — L'infiltration diffuse sous-épithéliale des cellules lymphoïdes est un phénomène banal que

nous n'avons qu'à rappeler. Cette infiltration existe chez tous les Vertébrés; elle est particulièrement accusée dans la région du pharynx. Chez beaucoup de Batraciens et de Reptiles, elle représente, à elle seule, tout le tissu lymphoïde du tube digestif. Les cellules lymphoïdes vraies ou lymphocytes se trouvent souvent mélangées à des leucocytes migrateurs venus des vaisseaux sanguins et le plus souvent bien reconnaissables à leur noyau polymorphe et à leurs granulations acidophiles. Les mitoses des lymphocytes sont irrégulièrement disséminées; elles ne sont pas groupées en foyers et ne forment pas de centres

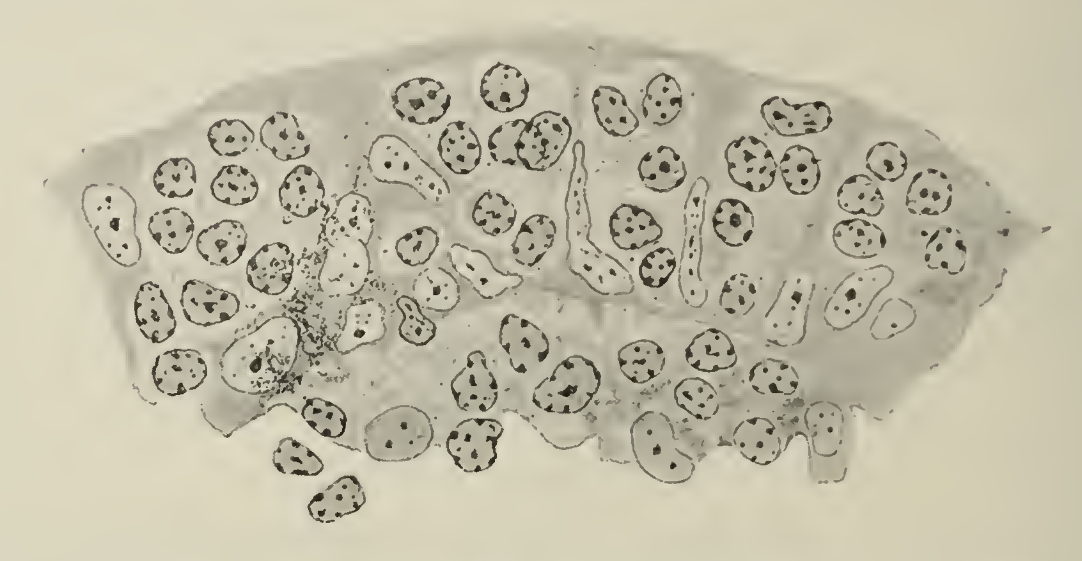


Fig. CXI. — *Appendice du Lapin.* — Modifications de l'épithélium au niveau du tissu lymphoïde.

germinatifs. Les leucocytes abordent l'épithélium et le traversent isolément sans le modifier.

2° — *Amas lymphoïdes sous-épithéliaux.* — Ces amas sont très répandus dans tout le tube digestif. Les uns, petits, simples, modifiant peu la surface de la muqueuse, à contours diffus, ne présentent pas de centres germinatifs; les autres, plus gros, comme les follicules de l'intestin des Mammifères, dépassent souvent la muqueuse dans la profondeur. Ils contiennent un centre germinatif clair. Du côté de la surface, ils arrivent au contact de l'épithélium qu'ils soulèvent; les lymphocytes pénètrent plus ou moins dans l'épithélium, mais celui-ci est en général peu modifié.

3° — *Follicules agminés.* — Ces relations de l'épithélium avec le tissu lymphoïde mésodermique sous-jacent sont encore plus intimes lorsque les follicules se réunissent en une nappe

lymphoïde dans laquelle ils sont plus ou moins confluents, comme on le voit, par exemple, dans les plaques de Peyer et dans l'appendice. Les lymphocytes pénètrent dans l'épithélium et y forment des sortes de nids ou alvéoles; les cellules épithéliales se modifient, s'amincissent, prennent la forme de fuseaux, de piliers, enfin s'adaptent à cet envahissement.

Ces modifications des cellules épithéliales cylindriques sous l'influence de l'accumulation de lymphocytes migrateurs ont été

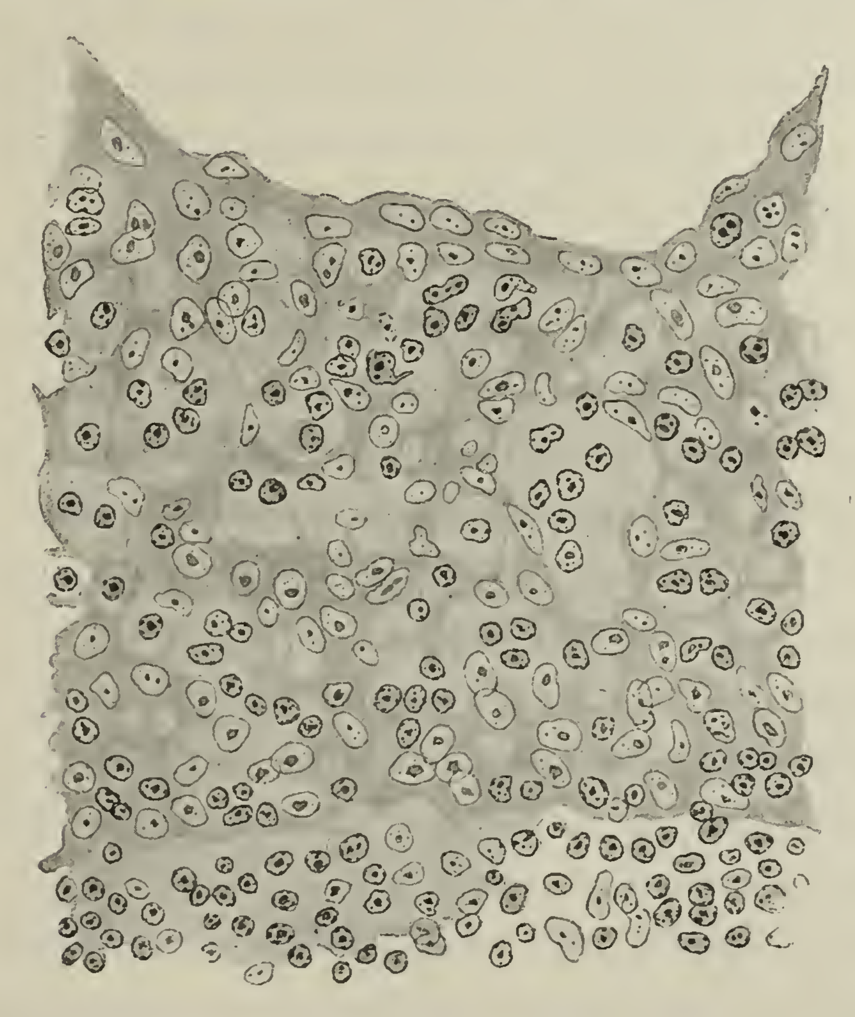


Fig. CXII. — *Femme de 55 ans.* — Follicule lingual. Fond de la crypte montrant la structure du revêtement épithélial envahi par les lymphocytes. — Grossissement de 480/1.

très bien décrites par **Renaut** (1883) (*épithélium fenêtré, cellules épithéliales fenêtrées*).

4° — *Tissu lymphoïde agminé autour de cryptes épithéliales. Formations amygdaliennes.* — Déjà, dans certaines plaques de Peyer, l'épithélium intestinal s'enfonce profondément en plein tissu lymphoïde pour former des cryptes plus ou moins compliquées autour desquelles s'amasse le tissu lymphoïde. C'est ce qu'on voit par exemple dans le gros intestin du Cobaye (amygdale colique de **Retterer**). C'est ce qu'on voit très nettement aussi au niveau des plaques de Peyer des Oiseaux. Ces plaques

sont constantes chez les Lamellirostres (Oie, Canard, Cygne, Flamant, etc.) mais j'en ai trouvé aussi, rares et inconstantes, chez la Poule. Elles présentent de nombreuses cryptes et de nombreux centres germinatifs. La même disposition se voit encore, chez la Poule, dans la grosse papille lymphoïde qui occupe le côté interne de la paroi de chaque cæcum, à peu de distance de son abouchement à l'intestin terminal, papille lymphoïde qui est, en réalité, une véritable plaque de Peyer. Mais ces formations lymphoïdes autour des cryptes sont plus nettement représentées dans la portion supérieure du tube digestif, au contact de l'épithélium pavimenteux stratifié de la cavité bucco-pharyngée et de l'œsophage.

Le type le plus simple de ces cryptes est celui des follicules lymphoïdes de la base de la langue qui, comme on le sait, occupent, chez l'Homme, le territoire situé entre les papilles caliciformes, l'épiglotte et les deux amygdales palatines. Chacune est représentée par une petite cavité, relativement profonde et étroite, revêtue par un prolongement de la muqueuse et qui s'ouvre à la surface par un très petit orifice.

Cette crypte est entourée d'une masse globuleuse de tissu lymphoïde qui contient quelques follicules secondaires avec centres germinatifs. L'épithélium qui tapisse la cavité est un épithélium pavimenteux stratifié semblable à celui de la langue, mais il ne prend cette disposition qu'au niveau du collet. Dans le fond, il est extrêmement épaissi et complètement infiltré par les lymphocytes. Ceux-ci s'accumulent dans des sortes d'alvéoles formées par la disparition et le tassement des cellules épithéliales. L'épithélium est ajouré, découpé comme une dentelle. Les cellules épithéliales s'allongent, s'amincissent, deviennent fusiformes ou étoilées; il naît ainsi un véritable réticulum épithélial comparable à celui de la substance médullaire des follicules de la bourse de Fabricius.

Ces rapports de l'épithélium et des lymphocytes se retrouvent exactement les mêmes au niveau des amygdales palatines qui, comme structure, sont des cryptes folliculeuses plus grandes et plus compliquées. L'amygdale palatine du Lapin, avec sa crypte unique, donne, sur des coupes transversales, un aspect semblable

à celui des cryptes linguales, et l'amygdale palatine de l'Homme, avec ses cryptes nombreuses, irrégulières, ramifiées, présente exactement la même disposition. Toujours, l'épithélium qui tapisse la crypte, épaissi, est transformé en une dentelle plus ou moins fine, véritable réticulum épithélial qui sert de charpente aux lymphocytes. Dans la profondeur, lorsqu'on observe à un grossissement faible, la limite de l'épithélium se distingue en général très bien; mais lorsqu'on veut l'étudier avec plus de détails, on a parfois de la peine à la préciser; le plus souvent, il n'y a pas de basale, et, en différents points, les cellules épithéliales modifiées envoient des tractus dans le tissu lymphoïde mésodermique sous-jacent. Je crois cependant que cet aspect est surtout dû à l'obliquité des coupes et à ce fait que les parties profondes de l'épithélium sont plus infiltrées que les parties superficielles. Lorsque l'épithélium de revêtement est coupé bien perpendiculairement, la limite est visible et les méthodes appropriées ne montrent pas la pénétration des fibrilles conjonctives dans l'épithélium.

Déjà dans les follicules linguaux, mais surtout dans les amygdales, les cryptes principales donnent des cryptes secondaires dont les ramifications sont souvent des fissures très étroites. Dans le fond de ces fissures, la surface de l'épithélium subit une kératinisation spéciale et intense; de nombreuses lamelles feuilletées, concentriques, dans lesquelles on distingue encore des noyaux, s'accumulent en bouchons épais; les cellules kératinisées deviennent globuleuses et libres vers la surface. Ces produits de l'évolution épithéliale sont souvent envahis par des lymphocytes et des leucocytes migrateurs polynucléaires. Lorsque ces petites cryptes à épithélium kératinisé sont coupées transversalement, elles ont un aspect très frappant : au centre, on voit un nodule arrondi ou ovalaire formé de lamelles concentriques kératinisées, contenant des noyaux atrophiés, et quelquefois rendu kystique par l'accumulation des leucocytes et des cellules épithéliales arrondies et dégénérées. Autour de ce nodule corné, on trouve une zone d'épithélium infiltré dont les cellules forment un réseau servant de support aux lymphocytes; à la périphérie enfin, on trouve le tissu lymphoïde à

charpente conjonctive. Une pareille image rappelle les corpuscules de Hassall du thymus, surtout, lorsque à la suite du jeûne, le réticulum épithélial qui les constitue a été privé d'une bonne partie de ses lymphocytes. Ce ne sont pas des formations identiques, parce que le corpuscule de Hassall est isolé et peut se former probablement de toutes pièces au sein du réticulum épithélial, tandis que le nodule amygdalien n'est qu'une simple

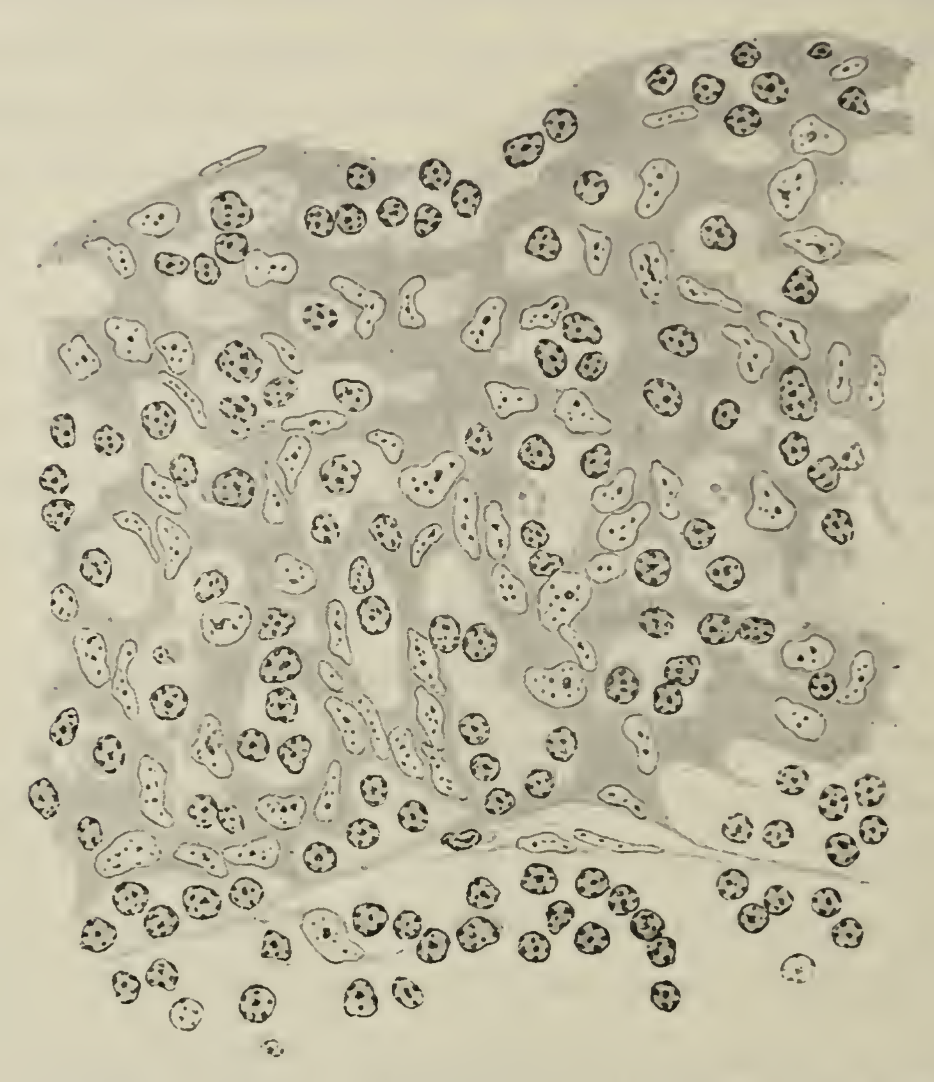


Fig. CXIII. — *Amygdale du Lapin.* — Modifications de l'épithélium à la surface du tissu lymphoïde.

crypte dont les produits d'évolution s'accumulent au lieu d'être rejetés progressivement à la surface de la muqueuse; mais ce sont des formations très comparables.

Des cryptes lymphoïdes existent aussi chez les Oiseaux, au niveau de l'œsophage et au niveau de la voûte palatine.

Dans la partie inférieure de l'œsophage, au point de passage de l'œsophage dans le ventricule succenturié, on trouve, chez beaucoup d'espèces d'Oiseaux, une accumulation remarquable de tissu lymphoïde qui, par sa disposition fixe et régulière, a pu jusqu'à un certain point être comparée aux amygdales et a

été appelé *tonsille œsophagienne* par Glinsky (1894). Cet organe est bien représenté chez les Lamellirostres (Oie, Canard, Sarcelle) dont le tissu lymphoïde est, d'une manière générale, plus riche que celui des autres Oiseaux, et chez lesquels Oppel (1897) et surtout Schreiner (1900) en ont donné une bonne description. Mais il n'est pas particulier aux Oiseaux nageurs; il est constant et très bien développé chez la Poule; il existe chez la Dinde, le Paon, etc.; il est inconstant ou faiblement développé chez les Rapaces. Chez le Canard, l'Oie, la Poule, il forme un anneau complet qui a quelques millimètres de haut et s'avance au contact des glandes du ventricule succenturié. L'épithélium pavimenteux stratifié de l'œsophage s'enfonce par places sous forme de cryptes profondes, souvent ramifiées, autour desquelles se dispose le tissu lymphoïde contenant des centres germinatifs. L'épithélium, épaissi dans le fond des cryptes, y présente exactement la même disposition que dans les cryptes amygdaliennes; il est découpé et envahi par les lymphocytes auxquels il forme une charpente parfois très déliée.

Dans le reste de l'œsophage des Oiseaux, le tissu lymphoïde est répandu sous forme de petits nodules qui affectent parfois des relations très intimes avec les glandes muqueuses. Maisce s relations des glandes muqueuses avec le tissu lymphoïde sont particulièrement frappantes au niveau de la cavité bucco-pharyngée.

La muqueuse de la cavité bucco-pharyngée des Oiseaux est tapissée d'un épithélium stratifié formant par places de nombreuses papilles cornées analogues à celles de la langue des Mammifères et dirigées vers l'œsophage. Au niveau des choanes, comme au niveau de l'orifice laryngé, l'épithélium pavimenteux se change en un épithélium cylindrique vibratile. Sous l'épithélium, on trouve un grand nombre de glandes muqueuses, tubulées, ramifiées d'une manière peu compliquée, accumulées surtout de chaque côté de la fente palato-nasale et de chaque côté de l'infundibulum tubaire.

Ces glandes présentent une particularité remarquable déjà vue par Renaut (1879), Giacomini (1890), et Heidrich (1908) : elles contiennnent très souvent de gros nodules lymphoïdes avec

follicules secondaires, qui se trouvent situés en dedans de la couche conjonctive limitant la glande. Leurs contours sont semblables à ceux des lobules glandulaires; ils se moulent sur la forme de la glande dont ils remplacent souvent des portions entières. **Renaut**, en proposant, pour ces formations, le terme d'organes lympho-glandulaires, avait bien vu l'association du tissu lymphoïde et des cellules glandulaires; mais il croyait que le tissu lymphoïde qui pénètre la glande est un bourgeon mésodermique vascularisé, à charpente réticulée, qui, passant au travers des éléments glandulaires, s'épanouit dans sa cavité. Il n'en est pas tout à fait ainsi. Une partie du nodule, celle qui contient les follicules germinatifs, est mésodermique; les parties superficielles infiltrent l'épithélium comme dans les cryptes amygdaliennes; les cellules lymphoïdes arrivent jusque dans l'épithélium superficiel qui peut en être complètement bourré, mais qui, bien que modifié, est toujours reconnaissable[1].

En dehors des glandes, la muqueuse de la voûte palatopharyngée contient aussi des amas lymphoïdes disséminés; mais le tissu lymphoïde est surtout développé au niveau de l'*infundibulum tubaire*, profonde fossette située sur la ligne médiane, dans le prolongement de la fente palatonasale et revêtue par un prolongement de l'épithélium de la voûte. Une coupe transversale passant à ce niveau intéresse le conduit commun des trompes qui s'ouvre dans le fond de l'infundibulum. Le tissu lymphoïde entoure l'infundibulum comme il entoure les cryptes amygdaliennes. Les amas lymphoïdes sont mésodermiques; ils contiennent des follicules secondaires; ce tissu est particulièrement abondant dans les replis de l'infundibulum, et là, les lymphocytes envahissent l'épithélium. Ils envahissent également l'épithélium cylindrique du conduit tubaire commun ainsi que les glandes muqueuses qui débouchent dans les sillons formés par l'insertion des replis latéraux de l'infundibulum.

1. Des relations entre les follicules lymphoïdes et les glandes du tube digestif ont été maintes fois signalées chez les Mammifères, en particulier par **Stöhr**, **Max Flesch**, **Rubeli**, **Tomarkin**, etc. **Max Flesch** a déjà attribué à ce fait une signification physiologique. Mais ces relations ne sont pas aussi intimes qu'au niveau des glandes muqueuses de la cavité bucco-pharyngée des Oiseaux.

Ces organes lymphoïdes de l'infundibulum tubaire des Oiseaux semblent assez constants et je les ai trouvés chez différentes espèces. Signalés pour la première fois par **Rapp** (1843) qui les avait comparés aux tonsilles palatines, ils ont été assimilés plus justement par **Killian** (1888) aux tonsilles pharyngées et bien décrits par **Heidrich** (1908) chez la Poule, et par **Oppel** (1900) chez l'Épervier.

La muqueuse qui tapisse la glande de la cavité buccale des Oiseaux est beaucoup moins riche en tissu lymphoïde que la voûte; on peut trouver cependant, à la base de la langue, des follicules lymphatiques associés aux glandes muqueuses, comme au niveau de la voûte palatine.

5° — Nous venons de voir le tissu lymphoïde localisé autour de cryptes épithéliales. Mais quelquefois, le tissu lymphoïde est localisé dans une papille, dans un pli saillant. C'est ce qu'on observe, par exemple, au niveau de l'amygdale pharyngée des Mammifères. Chez certains d'entre eux, chez le Bœuf, le Mouton, le Porc (**Killian**), où il est extrêmement développé, l'organe est formé par un certain nombre de gros plis saillants longitudinaux, situés à la voûte du pharynx, et convergeant vers la cloison des fosses nasales. Sur une coupe transversale, ces plis paraissent formés par un tissu lymphoïde contenant des follicules, au contact d'un revêtement épithélial cylindrique vibratile que les lymphocytes infiltrent plus ou moins. En différents points du tube digestif, on peut trouver des nodules lymphoïdes à la base de plis ou de papilles saillantes et dans lesquels les lymphocytes infiltrent plus ou moins l'épithélium. On peut citer, par exemple, les nodules lymphoïdes décrits par **Prenant** (1896) dans la muqueuse du pharynx et de l'œsophage de l'Orvet. J'en ai trouvé d'analogues dans les glandes anales des Chéloniens (*Clemmys leprosa*).

6° — *Les follicules éversés de la bourse de Fabricius* forment le trait d'union entre ces papilles lymphoïdes à épithélium infiltré, et les follicules invaginés de la bourse de la plupart des Oiseaux. Dans la bourse de Fabricius, l'épithélium a pris de l'importance, le tissu lymphoïde est ici régularisé, soumis à une disposition architecturale absolument fixe sous forme de

follicules. Cette disposition régulière est due à la présence de bourgeons épithéliaux également fixes et réguliers et qui constituent l'armature de l'organe. Dans les follicules évaginés, l'ébauche épithéliale n'est pas formée par un bourgeon, mais par un épaississement de l'épithélium qui revêt une papille lymphoïde. Cet épaississement est considérable; mais le tissu épithélial y est extrêmement raréfié; l'infiltration lymphoïde l'a délaminé, de sorte qu'il n'est plus représenté que par une mince croûtelle superficielle et une couche basale reliées par de minces tractus cellulaires. Cet épithélium infiltré est comparable à celui que nous avons vu apparaître en différents points du tube digestif, avec une différence notable cependant, c'est qu'ici les cellules lymphoïdes intra-épithéliales sont capables de subir des divisions par mitose, phénomène nouveau, qu'on ne voit ni au niveau des plaques de Peyer, ni au niveau des amygdales, et qui indique une association beaucoup plus perfectionnée. Dans le follicule éversé des Rapaces et des Coureurs, le tissu lymphoïde sous-épithélial forme un nodule régulier, toujours bien séparé de l'épithélium infiltré. Les mitoses y sont nombreuses, disséminées, non groupées en centres germinatifs.

Le follicule invaginé de la plupart des Oiseaux a la même structure; seulement le bourgeon épithélial s'est enfoncé et s'est enveloppé de tissu lymphoïde mésodermique. Du reste, il existe des formes de passage entre les deux types, chez différentes espèces (Geai, Corbeau, etc.). Chez des individus très jeunes et chez des embryons, le bourgeon épithélial forme une saillie double : il s'enfonce dans le tissu mésodermique, et, de plus, forme une sorte de panache épithélial libre dans la cavité glandulaire.

L'ébauche embryonnaire de la bourse de Fabricius est purement épithéliale; elle ressemble absolument à une ébauche glandulaire; de même, pendant l'involution, les follicules redeviennent épithéliaux, l'ébauche glandulaire tend à réapparaître. Elle finit, en général, par disparaître elle-même complètement. Chez la Poule adulte, cependant, comme nous l'avons vu, cette ébauche persiste longtemps sous forme d'un cul-de-sac postérieur du cloaque, d'un petit cæcum, dont la muqueuse, privée

de ses follicules, présente seulement de profondes cryptes glandulaires. Ces faits permettent de supposer que la bourse a été originellement un organe glandulaire, un diverticule cloacal, une sorte de cæcum cloacal, comparable[1] par exemple aux sacs anaux des Chéloniens. Au cours du développement phylogénique, ce cæcum aurait commencé à entrer en régression; son développement s'arrêterait au stade d'ébauche glandulaire et cette ébauche, comme d'autres organes en régression, aurait été envahie par les cellules lymphoïdes; la forme de l'ébauche aurait déterminé la forme des follicules; une adaptation des deux tissus (mésodermique et épithéliale), se serait faite ensuite en vue d'une fonction nouvelle.

Pour prouver une semblable hypothèse, il faudrait retrouver chez quelques Oiseaux, une bourse de Fabricius dont la structure, reste, chez le jeune individu, celle d'un cul-de-sac glandulaire. C'est là un fait que l'on ne connaît pas encore; mais le nombre des espèces où la bourse a été étudiée est en somme assez petit, et il n'est pas impossible que l'on trouve un jour des espèces où la disposition annoncée serait vérifiée. Chez les Reptiles, proches parents ou ancêtres des Oiseaux on ne connaît non plus, rien de comparable. Le cæcum impair qui existe à la face dorsale de l'intestin terminal chez différents Sauriens est beaucoup trop haut placé pour être homologué à la bourse, et quant aux sacs anaux des Chéloniens, ils sont doubles et n'ont pas la situation de la bourse de Fabricius.

Chez les Monotrèmes, on ne connaît aucun organe cloacal analogue. **Keibel** (1903) a décrit, dans le cloaque de l'Échidné, au niveau de l'orifice intestinal, une région où chez les jeunes individus, du tissu lymphoïde est accumulé dans la muqueuse; mais ce tissu lymphoïde ne peut représenter la bourse de Fabricius; il est l'homologue du tissu lymphoïde très abondant qu'on trouve dans la muqueuse cloacale de beaucoup d'Oiseaux, surtout à la face postérieure. Chez la Poule, il est si abondant, qu'il forme, à la face postérieure de l'étage inférieur du cloaque, juste au-dessous de l'entrée de la bourse, un volu-

1. Comparable, mais nullement l'homologue.

mineux bourrelet situé dans l'axe du corps et qui a un demi-centimètre d'épaisseur. En ce point, l'épithélium s'enfonce en forme de cryptes glandulaires profondes et compliquées, comme on le voit au niveau de la papille lymphoïde des cæcums, au niveau des plaques de Peyer ou de l'organe œsophagien. L'abondance du tissu lymphoïde dans la muqueuse du cloaque des Oiseaux est du reste un fait favorable à notre hypothèse; elle permet d'expliquer comment le tissu lymphoïde a pu envahir un cæcum cloacal en régression et y subir une adaptation toute spéciale.

L'envahissement des diverticules intestinaux par le tissu lymphoïde est du reste un fait bien connu. L'exemple de l'appendice des Mammifères, que l'on s'accorde à considérer comme un segment digestif en régression, vient immédiatement à l'esprit; le tissu lymphoïde s'y accumule quelquefois en si grande abondance que l'on ne peut s'empêcher de penser que l'organe s'est adapté à un nouveau rôle. L'énorme appendice du Lapin, par exemple, représente, par rapport au poids de l'individu, un organe lymphoïde cinquante fois plus important que celui de l'Homme.

Du tissu lymphoïde, mais moins abondant, se retrouve aussi dans les cæcums des Oiseaux, dans le cæcum impair de certains Reptiles. Je n'en ai jamais observé dans les diverticules pyloriques des Poissons, bien que l'ayant, à diverses reprises, recherché.

Il est probable que le tissu lymphoïde envahit surtout les culs-de-sac ou les portions de cul-de-sac en régression. On trouve dans le diverticule vitellin des Oiseaux un exemple frappant de ce phénomène. Chez la plupart des Oiseaux, au moment de l'éclosion, le sac vitellin possède encore un certain volume. Il est enfermé dans l'abdomen dont la peau s'est refermée sur lui; il est relié à l'intestin par un pédicule contenant le conduit vitellin; le vitellus qu'il renferme encore continue à être résorbé pendant les premiers jours de la vie extra-ovulaire. La destinée du conduit vitellin n'est pas la même chez les différentes espèces. Chez le Pigeon, par exemple, il disparaît complètement de bonne heure; il en est de même chez les Passereaux, chez les

Rapaces. Chez d'autres espèces, au contraire, particulièrement chez les Gallinacés, chez les Lamellirostres (Poule, Oie, Canard), la portion du conduit vitellin la plus rapprochée de l'intestin persiste sous forme d'un diverticule large de 3 mm. environ et long de 10 à 15 mm. Ce diverticule ou cæcum vitellin se trouve au niveau de la portion moyenne de l'intestin grêle. Il n'est ordinairement pas libre et flottant, mais il se coude, et se couche contre la paroi intestinale à laquelle il adhère par le tissu péritonéal.

La cavité du diverticule vitellin communique avec celle de l'intestin par un orifice rétréci ; elle est tapissée d'une muqueuse analogue à celle de l'intestin, dans laquelle du tissu lymphoïde s'accumule en très grande abondance et contient des follicules secondaires avec centres germinatifs. Au niveau des amas lymphoïdes, glandes et villosités disparaissent et l'épithélium s'enfonce, pour former des cryptes plus ou moins profondes, comme au niveau des plaques de Peyer. Ce diverticule paraît persister pendant toute la vie chez les espèces que nous avons citées.

7° *Le thymus* semble au premier abord, bien différent des organes lymphoïdes dont nous venons de rappeler la structure. Ici, les follicules n'ont plus que des rapports très éloignés avec l'épithélium pharyngé. Mais la bourse de Fabricius forme un lien de passage entre le thymus et les organes lympho-épithéliaux simples ; elle va nous permettre d'utiles rapprochements.

Comme la bourse de Fabricius, le thymus a été précédé d'une ébauche épithéliale sous forme de bourgeons de l'épithélium des fentes branchiales. Mais dans la suite, le germe épithélial s'est séparé de sa matrice, d'où une complication très grande dans la formation du tissu lympho-épithélial. Il existe cependant un type de thymus, plus simple que le thymus des Mammifères et des Oiseaux et dont la disposition est jusqu'à un certain point comparable à celle du follicule éversé de la bourse de Fabricius, c'est le thymus des Poissons téléostéens, dont nous devons surtout la connaissance aux beaux travaux de **Hammar** (1909).

Chez les individus complètement développés, le thymus des Téléostéens apparaît comme une tache blanchâtre plus ou moins

étendue et plus ou moins saillante que présente la muqueuse de la face interne de la chambre branchiale au niveau de l'insertion de l'opercule. Sur des coupes transversales de toute la tête, on voit que le thymus, sans quitter ses rapports de continuité avec la muqueuse pharyngée, s'avance plus ou moins dans la profondeur. Le plus souvent, il constitue un simple renflement de la muqueuse et répond bien à la dénomination de thymus en plaque. Chez certaines espèces, on le voit s'enfoncer davantage dans la profondeur sous forme d'un renflement bulbeux dont le point d'insertion à la muqueuse pharyngée peut même être étranglé, et qui exceptionnellement (chez *Cyprinus carassius*, **Hammar**), peut avoir une certaine tendance à se séparer : ce type forme un stade de passage au thymus des autres Vertébrés. Sur les coupes du thymus en plaque, l'épithélium pharyngé apparaît très épaissi; il est infiltré de leucocytes et se continue insensiblement avec l'épithélium voisin. Le tissu conjonctif sous-jacent envoie dans la plaque thymique des tractus vasculaires ramifiés, qui dans leur pénétration plus ou moins compliquée sont accompagnés de la basale; lorsque la coupe a sectionné transversalement un de ces tractus, on voit le vaisseau entouré de couches concentriques de tissu conjonctif. Cet aspect a prêté plus d'une fois à confusion avec les corpuscules de Hassall, qui sont assez rares ici.

Le tissu conjonctif sous-thymique, séparé ordinairement par une basale du tissu thymique proprement dit, est infiltré plus ou moins de lymphocytes. Quant au tissu thymique, sa charpente, formée par l'épithélium pharyngé, est cellulaire et épithéliale. Cette charpente cellulaire n'est pas partout la même; elle est en général hypertrophiée dans les parties profondes et centrales, tandis que plus superficiellement, le réseau est plus serré et l'infiltration lymphoïde plus dense; enfin, tout à fait à la surface, les lymphocytes se raréfient et les cellules épithéliales apparaissent avec plus de netteté. En partant de la profondeur, on trouve donc, successivement, une couche claire peu dense, la substance médullaire, — une couche dense, la substance corticale, — une zone épithéliale, la couche bordante de **Hammar**. Ces dénominations ont été données par **Hammar**, par

analogie avec la structure du thymus des autres Vertébrés. Mais il n'y a là, en réalité, aucune homologation vraie, et c'est un point qu'il est nécessaire de bien préciser, sans quoi les comparaisons que nous voulons faire risquent de n'être pas comprises.

Dans le thymus des Mammifères et de la plupart des Vertébrés, la substance médullaire se forme du côté où le thymus avait sa lumière glandulaire, au centre du lobule, et la zone bordante épithéliale qui réapparaît quelquefois au cours de l'involution du thymus, est toujours à la périphérie du lobule. Chez les Téléostéens, chez lesquels le thymus s'est développé en surface, ce sont naturellement les couches superficielles, qui, en réalité, sont les homologues de la substance médullaire des Mammifères, et la véritable zone bordante ne peut être qu'au contact de la basale, c'est-à-dire profonde. Ainsi compris, le thymus en plaque des Téléostéens apparaît comme ayant les points de ressemblance les plus remarquables avec les follicules éversés de la bourse de Fabricius qui existent chez les Rapaces, les Coureurs, les Passereaux fissirostres, etc. La limitante épithéliale superficielle a la même signification dans le follicule éversé et dans le thymus en plaque. La substance corticale du follicule évaginé est l'homologue du tissu sous-thymique du thymus en plaque des Téléostéens et la substance médullaire du follicule évaginé correspond à l'ensemble de tout le tissu thymique de la plaque. La basale siège au même niveau; elle est, dans cette comparaison, le point de repère. Mais tandis que dans le follicule évaginé elle figure, sur la coupe, une ligne nette, jamais pénétrée, ni refoulée par le tissu conjonctif sous-jacent, dans le thymus placode, ce tissu conjonctif sous-jacent refoule la basale en de nombreux points, pénètre profondément avec ses vaisseaux en se ramifiant, découpe ainsi le tissu thymique, ce qui donne au thymus placode, malgré sa simplicité relative, une structure beaucoup plus compliquée déjà que celle du follicule évaginé de la bourse.

Dans le thymus des autres Vertébrés, toute union directe avec l'épithélium pharyngé a disparu chez l'animal développé. A ce moment, le thymus est formé de lobules dont l'aspect rap-

pelle sur les coupes celui des follicules de la bourse de Fabricius : à la périphérie une substance lymphoïde dense (substance corticale); au centre, une substance lymphoïde plus claire (substance médullaire). Dans la substance médullaire du lobule thymique, on trouve, de plus, un ou plusieurs corpuscules de Hassall. Mais, tandis que la substance médullaire du follicule de la bourse est intimement unie à l'épithélium de la cavité glandulaire, dans le lobule thymique, toute union avec la muqueuse pharyngée a disparu depuis la vie embryonnaire. De plus, tissu conjonctif et vaisseaux ont pénétré l'ébauche et l'ont remaniée d'une manière très compliquée.

La nature des différents éléments du thymus : petites cellules thymiques, corpuscules de Hassall, réticulum, est encore aujourd'hui l'objet de discussions. Toutefois il faut reconnaître que les travaux modernes, en particulier les recherches d'histogenèse dues surtout à **Ver Eecke** (Batraciens), à **Hammar** (Téléostéens, Sélaciens) et à **Maximoff** (Batraciens, Sélaciens, Mammifères) et les recherches sur l'involution expérimentale par l'inanition (**Hammar, Jonson, Jolly et Levin**) et par les rayons X (**Rudberg**, **Crémieu et Regaud**) ont bien éclairci le problème et permettent en tous cas de le poser d'une manière beaucoup plus précise.

Ce qui résulte d'abord de ces recherches, c'est que trois catégories d'éléments principaux prennent part à la constitution du thymus : 1° les corpuscules de Hassall et le réticulum; 2° le tissu conjonctivo-vasculaire; 3° les petites cellules thymiques d'aspect lymphoïde.

L'union directe du réticulum thymique avec les corpuscules de Hassall résulte avec la plus grande évidence des expériences d'involution. La disposition des lymphocytes autour du corpuscule permet de constater facilement que les tractus cellulaires qui constituent le réticulum se continuent sans la moindre ligne de démarcation avec les cellules périphériques du corpuscule. La nature de ces cellules de charpente est rendue infiniment probable à la suite des recherches d'histogenèse, surtout lorsqu'on voit, comme chez les Téléostéens, ces éléments se continuer directement avec l'épithélium de revêtement et la

cavité digestive. Ces faits viennent donc à l'appui de tous ceux qui étaient déjà connus en faveur de la nature épithéliale des corpuscules.

Au cours de l'involution, on voit, de plus, le réticulum épithélial se condenser vers le centre du lobule, vers les corpuscules de Hassall qui ont tendance à s'agglomérer pour former des kystes d'involution quelquefois très volumineux, dans lesquels les nodules kératinisés sont engloutis. Ces *kystes d'involution*, formés aux dépens des corpuscules, ont un revêtement de cellules cubiques, et c'est là encore un argument en faveur de leur nature épithéliale. Je sais bien que cette nature épithéliale est encore combattue par quelques-uns : **Dustin**, en particulier, soutient énergiquement la nature conjonctivo-vasculaire des corpuscules; mais les faits et les arguments présentés jusqu'ici par cet auteur, sont loin d'entraîner la conviction. Bien que l'étude de l'involution ne permette pas de prouver d'une manière absolument rigoureuse la nature épithéliale des corpuscules et du réticulum, tous les faits sont en faveur de cette interprétation qui est infiniment probable.

Les corpuscules de Hassall constituent, non pas des restes épithéliaux dans le sens des restes épithéliaux paradentaires de **Malassez**, mais des centres d'involution de la charpente épithéliale du thymus. Ils sont en continuelle évolution. On peut y observer des mitoses, assez rares, il est vrai; mais surtout, il s'en détruit à chaque instant, et il s'en forme continuellement de nouveaux par condensation et évolution du réticulum épithélioïde. Les corpuscules de Hassall sont des *centres d'involution* des cellules du réticulum. Le tissu épithélial du thymus ne trouvant plus de cavité glandulaire, de surface libre au niveau de laquelle ces éléments, complètement évolués, puissent disparaître, il crée des centres d'involution qui sont les corpuscules de Hassall. Dans le thymus du jeûneur, ces phénomènes sont exagérés. Les corpuscules constituent des centres d'appel, de condensation et de rétraction pour le réticulum. Ce mouvemen centripète arrive à rapprocher les corpuscules au centre de la substance médullaire et à former les grands kystes d'involution. La cavité est remplie de leucocytes et de débris cellulaires,

parmi lesquels on reconnaît de nombreux corps concentriques représentant la partie centrale kératinisée des corpuscules. La paroi du kyste a un aspect épithélial, mais les cellules y sont fusionnées et en union directe avec le réticulum. Tout autour du kyste, on voit des corpuscules de Hassall dont les uns, encore éloignés de la paroi du kyste, y sont cependant unis par l'intermédiaire du réticulum; d'autres, au contact de la paroi, sont tout prêts à être engloutis dans la cavité. Lorsque les débris cellulaires centraux ont été résorbés et que le réticulum voisin, chez l'animal renourri, s'est rechargé de lymphocytes, la cavité peut persister, d'où l'explication d'un certain nombre de kystes thymiques qui sont des reliquats d'une involution antérieure.

Chez les Oiseaux, en général, chez le Pigeon en particulier, les corpuscules de Hassall sont moins nombreux et moins développés que chez les Mammifères; on les trouve souvent situés au milieu de grands placards épithélioïdes qui ne sont que des portions du tissu de la charpente. Ces amas, déjà à l'état normal, et surtout pendant l'involution du jeûne, sont envahis par les leucocytes migrateurs qui s'y accumulent dans des kystes. Les corpuscules eux-mêmes sont envahis. Ces phénomènes de diapédèse rappellent beaucoup ceux qu'on voit, particulièrement chez le Pigeon, dans la bourse de Fabricius en involution. Comme dans la bourse de Fabricius en involution, on peut assister aussi dans le thymus à la formation de cellules géantes aux dépens de la charpente épithéliale. Ce phénomène peut se produire en plein réticulum, mais il a ordinairement pour siège les corpuscules de Hassall.

Le corpuscule de Hassall, unique ou multiple, se trouve toujours dans la substance médullaire du follicule thymique. Quand il se forme un kyste d'involution, c'est au centre du lobule qu'il apparaît. Un corpuscule kystique de Hassall ou bien un kyste d'involution éveille évidemment l'idée d'une cavité glandulaire close. Si l'on veut bien suivre un instant cette idée, on pourra facilement comparer cette image à celle que donnerait, par exemple, la coupe transversale d'une crypte amygdalienne. La substance médullaire située autour du nodule kéra-

tinisé rappelle absolument la structure de l'épithélium infiltré. Le kyste hassallien peut aussi être comparé aux kystes d'involution que l'on voit apparaître dans les follicules de la bourse de Fabricius et dont la nature épithéliale n'est pas douteuse.

Il manque cependant quelque chose à la comparaison : la limite nette entre la charpente épithéliale et la charpente conjonctive dans le thymus. Dans le follicule de la bourse, la limite est marquée par une basale et par l'aspect franchement épithélial, en palissade, que prennent à la périphérie les cellules de la trame médullaire. Dans le thymus complètement développé, pareille limite n'existe plus : la trame épithéliale se déforme, se dissémine, occupe aussi la substance corticale et s'intrique d'une manière très compliquée avec la trame conjonctive apportée par les vaisseaux et par la capsule. Mais pourtant, au cours de l'involution, cette limite peut reparaître. **Hammar** a bien montré l'apparition, au cours de l'involution, d'une *couche bordante* de cellules épithéliales cubiques et régulières absolument semblable à celle que nous avons décrite dans le follicule de la bourse. Au cours de l'involution due aux rayons X, **Crémieu et Regaud**, non seulement ont vu nettement apparaître cette couche bordante, mais ils ont observé l'existence d'une membrane basale à laquelle elle est accolée. Si l'on réunit ces différents faits et si on les compare avec ceux que permet de recueillir l'étude du thymus en plaque des Téléostéens et l'étude de la bourse de Fabricius, l'architecture du thymus apparaît avec une clarté remarquable : la charpente épithélioïde représente le bourgeon épithélial primitif qui s'est séparé de sa base d'implantation originelle, dont les limites périphériques ont fini par s'intriquer d'une manière compliquée avec le tissu mésodermique environnant, et qui en dedans, évoluant d'une manière centripète, forme des corps de Hassall et des kystes d'involution qui représentent la cavité glandulaire originelle.

La nature des petites cellules thymiques, qu'elle soit résolue dans un sens ou dans un autre, ne change, en somme, presque rien à l'interprétation que nous venons de donner. C'est le grand mérite de **Hammar** d'avoir séparé nettement les deux problèmes.

Si la nature épithéliale des corpuscules de Hassall et de la

charpente cellulaire qui y est attenante ne laisse aujourd'hui que bien peu de doutes, le problème de la nature et de l'origine des petites cellules thymiques soulève encore des discussions plus sérieuses. La nature lymphoïde même de ces cellules a été mise en doute : **Hammar** a cependant montré leurs mouvements amiboïdes, et de plus, leur sensibilité si grande aux rayons X et au jeûne, absolument superposable à celle que l'on constate dans tous les organes lymphoïdes, plaide bien fortement en faveur de l'identité de nature[1]. Ce qui est plus sujet à discussion, c'est leur origine même. La question a été soumise par **Hammar** à une critique minutieuse sur laquelle je ne veux pas revenir et dont les conclusions sont en faveur de la migration. Les récents travaux d'histogenèse sont aussi en faveur de la migration; par exemple, les figures qu'a données **Maximoff** (1912) chez les Sélaciens montrent la migration d'une manière particulièrement frappante; les figures 46 et 52 du mémoire, montrant l'envahissement des bourgeons épithéliaux, sont absolument superposables à celles que donne l'étude de la bourse de Fabricius du Poulet du quatorzième au dix-huitième jour de l'incubation.

Si la migration existe, il n'est pas cependant possible d'affirmer qu'elle est seule en jeu, et nous ne possédons jusqu'ici aucun fait, aucun argument suffisant, pour affirmer que les cellules épithéliales qui, pendant la transformation du bourgeon sont devenues arrondies et libres, ne sont pas des cellules lymphoïdes semblables à celles qui ont pénétré. Il est donc nécessaire de faire, sur ce point particulier, quelques réserves[2].

Dans le thymus, comme dans la bourse de Fabricius, il n'apparaît jamais de centres germinatifs. Les mitoses des lym-

1. Il y a un fait qui n'a jamais été, à ma connaissance tout au moins, mis en relief en faveur de la nature lymphoïde véritable des petites cellules thymiques. Dans les phases de début de l'involution, des portions entières de la corticale disparaissent et forment des échancrures, des pertes de substance taillées à l'emporte-pièce où les petites cellules thymiques sont remplacées par des cellules adipeuses. Le fait est absolument le même que celui qu'on voit dans les organes lymphoïdes véritables, en particulier dans les ganglions (involution adipeuse des ganglions des sujets âgés).

2. Ces quelques réserves ne s'appliquent qu'au thymus et à la bourse de Fabricius où l'infiltration lymphoïde a des caractères un peu spéciaux. L'origine épithéliale du tissu lymphoïde du tube digestif (plaques de Peyer, follicules clos, amygdales, etc.) énergiquement soutenue par **Retterer** et considérée par lui

phocytes sont disséminées, mais particulièrement accumulées dans la substance corticale. Dans les organes lymphoïdes du tube digestif au contraire, il apparaît de nombreux centres germinatifs, sous forme de nodules secondaires, contenant ou non des centres clairs; mais jamais de pareils nodules ne se voient dans la portion lympho-épithéliale de ces organes, dans l'épithélium infiltré. Jusqu'ici, les centres germinatifs apparaissent donc comme des formations toujours purement mésodermiques, en rapport avec l'épanouissement des terminaisons vasculaires.

Dans le follicule de la bourse de Fabricius, substance corticale et substance médullaire sont absolument distinctes et ne se pénètrent pas. La substance corticale, secondairement formée, s'accole à la substance médullaire, seule existante d'abord et représentée par le bourgeon épithélial. Il est donc absolument impossible d'admettre avec **Retterer** que la substance médullaire forme des vaisseaux et du tissu conjonctif; on n'en trouve pas. Il est tout aussi impossible d'admettre, avec le même auteur, que la substance médullaire, d'origine épithéliale, forme le tissu conjonctif et le tissu lymphoïde de la substance corticale.

Dans le thymus, au contraire, la substance corticale et la substance médullaire se continuent sans ligne de démarcation; la charpente de l'une se continue avec celle de l'autre, et lorsque à la suite de l'involution apparaît la zone bordante de **Hammar**, c'est à la périphérie même du lobule.

La substance corticale du lobule thymique n'est donc pas l'homologue de la substance corticale du follicule de la bourse. Tous les éléments de sa charpente se trouvent en dedans du lobule épithélial primitif. Le fait est particulièrement frappant pour le thymus en plaque des Téléostéens où, sans parler des lymphocytes, tous les éléments thymiques, cellules réticulées, cellules myoïdes, fibrilles conjonctives et vaisseaux apparaissent dans l'épaississement de l'épithélium pharyngé qui constitue l'ébauche embryonnaire. La parenté des cellules myoïdes avec le

comme due à une transformation directe de bourgeons épithéliaux, est infiniment peu probable. Je ne puis entrer ici dans la discussion de ce sujet. On trouvera une analyse critique détaillée des idées de **Retterer** dans le récent travail de **Jurisch** (1912).

réticulum épithélial s'appuie sur beaucoup de faits d'observation ; j'en ai donné moi-même, dans mes recherches avec **Levin** sur l'involution du jeûne pendant laquelle on voit des cellules myoïdes rondes se former directement aux dépens du réticulum épithélial. Pour les fibrilles conjonctives et les vaisseaux, j'ai supposé plus haut qu'ils étaient d'origine mésodermique et pénétraient secondairement l'ébauche. Le fait paraît certain pour les vaisseaux ; mais étant données l'intrication considérable et la continuité de la charpente épithéliale et de la charpente conjonctive on peut se demander si les cellules épithéliales, en dehors des cellules de charpente, des corpuscules de Hassall et des cellules myoïdes rondes et fasciculées, ne sont pas capables de fabriquer ici des fibrilles conjonctives.

Nous ne croyons plus aujourd'hui à une séparation absolument tranchée du rôle histogénétique des feuillets primordiaux, et depuis longtemps, on connaît pas mal d'exemples d'éléments musculaires lisses ou striés formés aux dépens de l'ectoderme[1], (glandes sudoripares, iris, etc.). Les exemples qui ont été donnés de formation de tissu conjonctif par un revêtement épithélial (**Retterer**, **Klaatsch**, **Krauss**, etc.) sont beaucoup plus sujets à contestation. **Retterer** admet que dans les plaques de Peyer, les amygdales, la bourse de Fabricius, l'épithélium fabrique par sa face profonde du tissu conjonctif. Nous avons dit plus haut que pareille interprétation était absolument impossible à conserver pour la bourse de Fabricius ; et l'étude des rapports progressivement compliqués du tissu lymphoïde et du revêtement épithélial du tube digestif est peu favorable à cette manière de voir. Dans les cryptes amygdaliennes diverses, les couches profondes sont moins bien limitées ; l'interprétation de **Retterer** est acceptée récemment par **Ackerknecht** (1913) pour les tonsilles sublinguales du Cheval. Mais je crois que la dissémination du tissu épithélial qui a été quelquefois représentée est un aspect dû à l'obliquité des coupes.

Tout récemment, une interprétation semblable à celle de

1. Récemment, **Henneguy** (1909) a montré l'existence de véritables fibrilles musculaires striées différenciées dans l'intérieur des cellules épithéliales de revêtement de l'œsophage de certains bryozoaires.

Retterer a été soutenue à propos de faits pathologiques. Dans un intéressant mémoire, **Masson et Peyron** (1914), à propos de l'étude des épithéliomas adamantins et surtout des tumeurs mixtes des glandes salivaires, sont arrivés à admettre qu'une partie des éléments conjonctifs de ces tumeurs sont formés par la transformation des éléments épithéliaux. Je ne puis discuter ici ce travail, ce qui m'entraînerait hors de mon sujet; je crois qu'il ne faut admettre qu'avec beaucoup de réserves les conclusions des auteurs, et certains de leurs arguments, ceux qui concernent les épithéliomas adamantins en particulier, ceux qui découlent de leur conception de la structure et des réactions du tissu conjonctif, sont bien loin d'entraîner la conviction[1]. Mais enfin, il s'agit de faits tératologiques, de néoplasmes, et c'est bien dans des cas pareils que la barrière entre les tissus peut être levée. Le thymus lui-même est, dans l'ordre physiologique, un exemple tout spécial; quelle que soit l'idée que l'on se fasse de son histogenèse, il y a un peu du néoplasme dans cette transformation tissulaire, dans cette aberration tissulaire, pourrait-on dire, dans cet organe épithélial qui devient un organe d'aspect lymphoïde.

Les modifications d'aspect des cellules épithéliales, leur tendance à prendre des formes allongées ou étoilées rappelant des cellules conjonctives n'est pas un argument suffisant pour admettre une transformation tissulaire. Dans la substance médullaire de la bourse de Fabricius, au cours de l'involution, les cellules épithéliales se rapprochent et reprennent leur aspect antérieur; elles sont bien restées épithéliales. Et si l'on veut répondre par des faits pathologiques, on peut prendre l'exemple des nævocarcinomes (**Unna**), variété de tumeurs malignes qui ont leur point de départ dans les nævi cellulaires ou verrues molles. Il semble aujourd'hui qu'une bonne partie des mélanosarcomes appartiennent à cette catégorie de tumeurs dont les éléments rappellent le plus souvent l'aspect des cellules du sar-

1. Les auteurs paraissent attribuer à **Retterer** contre **Hammar** (p. 242 du mémoire) la découverte de la nature épithéliale du réticulum thymique. Cette démonstration est due à **Hammar**, à ses recherches sur l'histogenèse du thymus des Téléostéens. Elle a été confirmée et appuyée par les recherches expérimentales qui ont été faites sur l'involution du thymus.

come fasciculé. Bien que la nature conjonctive de ces éléments soit encore admise par certains, il ne paraît guère douteux, d'après les récentes recherches de **Darier** (1913) que leur origine et leur nature ne soit épithéliale, comme l'a soutenu **Unna**. On peut observer, en effet, les points de passage les plus nets entre les cellules du revêtement épidermique et les cellules fusiformes du néoplasme. De plus, on peut trouver, dans la même tumeur, des transitions entre l'apparence d'un sarcome fasciculé et la structure d'un carcinome. Ces derniers faits permettraient peut-être de comprendre les résultats des expériences de greffe cancéreuse (chez la Souris et le Rat) dans lesquelles on a vu une tumeur épithéliale se transformer en sarcome au cours de greffes successives[1].

Jusqu'ici, on n'a pas démontré la formation de fibrilles conjonctives aux dépens du réticulum épithélial thymique. Le tissu conjonctif intra-thymique est très peu abondant; il est presque réduit à la capsule et aux gaines périvasculaires. Les fibrilles qui en partent pour pénétrer entre les petites cellules thymiques sont très peu nombreuses et constituent à peine une trame. Pendant la sclérose atrophique de l'organe qu'on observe au cours de l'involution due aux rayons X (**Regaud et Crémieu**) ou au jeûne (**Jolly et Levin**), le tissu conjonctif envahit le thymus en partant surtout de la capsule périphérique beaucoup plus que des gaines périvasculaires intrathymiques.

On peut cependant mettre en évidence, dans l'intérieur des cellules du réticulum thymique, des filaments spéciaux décrits pour la première fois par **Mietens** et par **Hammar** en 1908. Ils sont fins, longs, passent dans les prolongements cellulaires, peu nombreux, peu serrés. Ils ne semblent pas avoir les réactions colorantes des fibrilles conjonctives; on les met surtout en évidence par la méthode de Benda ou par l'hématoxyline au fer après les fixateurs chromiques. **Hammar** compare ces fibrilles intra-protoplasmiques du réticulum thymique aux fibres névrogliques. Peut-être s'agit-il d'une formation mitochondriale;

1. Depuis le I[er] cas de **Ehrlich et Apolant**, il en a été publié quelques autres qu'on trouvera réunis daus la thèse de **Clunet** (1910). L'hypothèse qui a été le plus souvent admise pour expliquer ces faits est celle de l'évolution maligne de la charpente conjonctive vasculaire de la tumeur épithéliale.

peut-être sont-elles de la même famille que les fibrilles striées en travers nées des mêmes cellules. L'absence de gonflement dans les acides étendus n'est pas, comme on l'a dit, une preuve contre leur nature conjonctive, puisque nous connaissons nombre de fibrilles conjonctives qui ne se gonflent pas dans les acides, ne possèdent pas de collagène (fibrilles conjonctives embryonnaires de Zachariadès, fibrilles de Oppel). En tous cas, leur nature conjonctive n'est pas démontrée et est peu probable.

Nous conclurons donc, d'après les faits connus jusqu'ici, que les fibrilles conjonctives du lobule thymique sont d'origine mésodermique et proviennent de la capsule et du tissu périvasculaire; elles sont distinctes du réticulum cellulaire épithélial; rien jusqu'ici n'autorise à leur accorder la même origine que ce dernier. Dans le thymus, comme dans la bourse, l'étude de l'involution permet de distinguer nettement trois catégories d'éléments : réticulum épithélial (comprenant les corpuscules de Hassall, les cordons épithélioïdes, et les cellules myoïdes) — cellules lymphoïdes — tissu conjonctivo-vasculaire.

Les considérations précédentes nous permettent de proposer une division des organes lymphoïdes :

1. *Organes lymphoïdes simples*, dans lesquels le tissu lymphoïde, situé en plein mésenchyme, est seulement pénétré par un réseau capillaire sanguin.

2. *Organes lympho-lymphatiques*, dans lesquels le tissu lymphoïde est rassemblé sur le cours de la lymphe autour d'un lymphatique ou d'un réseau lymphatique fonctionnel qui en règle l'architecture : *ganglions*, dont les plus simples sont les ganglions tubulés des Anatides.

3. *Organes lympho-sanguins*, dont le tissu lymphoïde se modèle sur un réseau sanguin fonctionnel et dont l'exemple le plus typique est la rate.

4. *Organes lympho-épithéliaux*, dans lesquels le tissu lymphoïde se juxtapose à un revêtement épithélial qu'il pénètre et auquel il s'associe plus ou moins (formations amygdaliennes et surtout bourse de Fabricius et thymus).

RÉSUMÉ ET CONCLUSIONS

1° La bourse de Fabricius est constituée par un diverticule du cloaque revêtu d'une muqueuse à épithélium cylindrique, contenant de nombreux follicules lymphoïdes qui ont des rapports de continuité avec cet épithélium.

2° Chaque follicule est constitué par deux parties : une substance médullaire, qui se continue avec l'épithélium de la cavité glandulaire, une substance corticale qui appartient au tissu conjonctif sous-épithélial. La substance médullaire est essentiellement formée par un bourgeon épithélial infiltré de lymphocytes; la substance corticale est constituée par un tissu lymphoïde mésodermique contenant lymphocytes, vaisseaux, et tissu conjonctif peu abondant.

3° Tissu conjonctif et vaisseaux de la substance corticale s'arrêtent exactement au niveau de la substance médullaire qu'ils ne pénètrent jamais. En ce point, les capillaires forment un réseau qui enveloppe la substance médullaire, mais ne la pénètre pas. En dedans de ce réseau, se trouve une basale qui marque la limite des deux substances. Au contact de cette basale, les cellules profondes de la substance médullaire forment une bordure régulière où la disposition des noyaux en palissade rappelle celle d'un épithélium de revêtement. Cette zone bordante épithéliale se continue exactement avec la couche profonde de l'épithélium de la muqueuse glandulaire. Quant aux autres cellules épithéliales de la substance médullaire, elles constituent un réseau plus ou moins lâche en continuité directe avec l'épithélium de revêtement et avec la zone bordante, et qui sert de trame, de support aux lymphocytes.

4° Chez tous les Rapaces diurnes et nocturnes jusqu'ici examinés, chez les Coureurs (Autruche, Nandou), chez certains Grimpeurs (Coucou) et Passereaux fissirostres (Engoulevent), la substance médullaire, au lieu de s'enfoncer comme un bourgeon dans la substance corticale, l'enveloppe au contraire. Cette disposition éversée du follicule n'est qu'une simple variante; la structure fondamentale est absolument la même. La substance

médullaire, ici superficielle, est constituée par un simple épaississement de l'épithélium de revêtement dont les cellules forment une trame infiltrée de cellules lymphoïdes; elle ne contient ni tissu conjonctif, ni vaisseaux; une basale la sépare de la substance corticale; celle-ci est constituée par un tissu lymphoïde contenant du tissu conjonctif et des vaisseaux. Les vaisseaux forment, sous la basale, un abondant réseau qui ne pénètre jamais la substance médullaire.

5° L'ébauche embryonnaire de la bourse de Fabricius est purement épithéliale. L'organe apparaît d'abord comme un bourgeon de l'épithélium cloacal. Les rapports de l'ébauche avec le sinus ectodermique sont secondaires. Chez l'oiseau développé, la bourse est bien un cul-de-sac de l'étage inférieur du cloaque; mais elle ne s'est pas formée en ce point; elle s'est développée aux dépens de la partie caudale du massif épithélial qui comble au cinquième jour chez la Poule et au sixième jour chez le Canard la plus grande partie du cloaque et qui n'est qu'un prolongement de la membrane anale. La première ébauche de la bourse occupe exactement la situation de l'intestin post-anal et elle est orientée comme lui; on peut même dire que cette ébauche se confond avec ce qui reste de l'intestin post-anal. On peut considérer la bourse comme représentant le reste de l'intestin caudal qui se relève ensuite en arrière et vers la tête et subit un développement ultérieur sous forme d'un véritable cæcum cloacal.

6° L'ébauche épithéliale embryonnaire se développe et se ramifie ensuite comme une véritable glande dont les bourgeons épithéliaux représentent l'ébauche de chaque follicule. La substance médullaire est donc la première apparue. La transformation lymphoïde du bourgeon épithélial se fait par l'immigration de cellules lymphoïdes venues du mésenchyme sous-jacent. Les cellules épithéliales se transforment en un tissu réticulé cellulaire épithélial qui sert de support aux lymphocytes. Ceux-ci se multiplient activement par mitose; leurs multiplications sont, à partir de ce moment, le mode principal d'accroissement des cellules lymphoïdes. Pendant cette transformation, quelques cellules épithéliales prennent une forme arrondie; il est assez

difficile d'affirmer que ces éléments ne participent pas à la formation des cellules lymphoïdes; en tout cas, il n'y a pas lieu de refuser aux lymphocytes du bourgeon médullaire la valeur de cellules lymphoïdes. Le bourgeon médullaire ne forme ni tissu conjonctif, ni vaisseaux. Il est constitué uniquement par l'association, par la symbiose, d'une trame épithéliale et de cellules lymphoïdes; c'est un tissu lympho-épithélial.

7° La substance corticale n'apparaît qu'après la substance médullaire : elle se forme uniquement aux dépens du tissu mésodermique dont les éléments lymphoïdes et les vaisseaux entourent étroitement la substance médullaire. Les cellules épithéliales ne participent en aucune façon à la formation de cette substance corticale, dans laquelle les cellules lymphoïdes se multiplient activement par mitose. Ces mitoses restent disséminées. Il ne se forme pas ici de centres germinatifs, pas plus que dans la substance médullaire.

8° Au cours de l'histogenèse, on voit apparaître dans le tissu conjonctif de la bourse, particulièrement chez le Poulet, des foyers hématopoïétiques semblables à ceux qui existent en différents points du mésenchyme de l'embryon et qu'on peut voir aussi dans le thymus. Ils contiennent de nombreuses cellules lymphoïdes à grains acidophiles qui se forment aux dépens de cellules indifférentes et se multiplient par mitose; ils contiennent aussi des stades jeunes de globules rouges nucléés.

9° La bourse de Fabricius est un organe transitoire; elle disparaît au moment de la maturité sexuelle. Cette involution précède celle du thymus. Les phénomènes qu'on observe pendant l'involution physiologiqne éclairent la structure des follicules. Les lymphocytes disparaissent d'abord; la substance corticale s'atrophie progressivement. Dans la substance médullaire, les lymphocytes meurent et la trame épithéliale apparaît à l'état de pureté. Les cellules épithéliales se resserrent et tendent à reconstituer un bourgeon épithélial compact comme au début de l'histogenèse. Ces phénomènes montrent qu'il n'y a pas eu transformation tissulaire, mais adaptation fonctionnelle, association et symbiose.

A partir de ce moment, plus ou moins tôt suivant les espèces,

les follicules finissent par être séparés de leur base d'implantation originelle par les progrès de l'atrophie fibreuse de l'organe. Dans les follicules ainsi séparés et atrophiés, on reconnaît encore longtemps la zone bordante épithéliale qui permet de distinguer ces follicules spéciaux des follicules lymphoïdes purement mésodermiques voisins. Il n'est pas rare de voir la substance médullaire se transformer en un kyste épithélial. Les follicules finissent par disparaître. Dans les portions les plus atrophiées et les plus fibreuses on ne trouve plus que des traînées lymphoïdes qui suivent la direction des vaisseaux.

10° On peut produire, expérimentalement, par le jeûne et par l'action des rayons X, une involution de la bourse de Fabricius beaucoup plus rapide que l'involution physiologique. Le jeûne absolu prolongé pendant huit jours provoque l'atrophie de la substance corticale, la disparition des lymphocytes de la substance médullaire, laissant à peu près intacte la trame épithéliale qui apparaît alors avec beaucoup de netteté. Cette involution expérimentale, due à l'inanition, n'est pas définitive. Les follicules se repeuplent graduellement en lymphocytes lorsqu'on redonne de la nourriture aux animaux. Cette sensibilité de la bourse de Fabricius à l'inanition, comparable à celle du thymus, permet de supposer qu'elle joue un rôle dans les échanges nutritifs.

11° L'irradiation de la bourse par les rayons X avec de fortes doses, produit une involution plus intense et plus rapide encore. En vingt-quatre ou quarante-huit heures, presque tous les lymphocytes sont détruits, aussi bien dans la substance médullaire que dans la substance corticale. En quelques jours, les produits de destruction sont éliminés en majeure partie par la cavité glandulaire. Les follicules sont réduits à de simples bourgeons épithéliaux ou à de simples culs-de-sac qui tendent même à s'effacer. L'involution reproduit la structure embryonnaire de l'organe. La sensibilité toute particulière de la bourse à l'irradiation est tout à fait comparable à celle du thymus. L'action élective des rayons sur les lymphocytes ne semble pas une action spécifique; le résultat est dû à la sensibilité beaucoup plus grande des lymphocytes.

12° Dans l'involution physiologique de la bourse de Fabricius, la cavité glandulaire disparaît graduellement du sommet vers la base; en même temps, la muqueuse qui la revêt perd ses caractères et devient semblable à la muqueuse du cloaque. Finalement, dans la bourse atrophiée et fibreuse, il existe encore un cul-de-sac postérieur du cloaque revêtu par la muqueuse cloacale. Ce cul-de-sac peut persister longtemps, bien après l'apparition de la maturité sexuelle. Chez la Poule adulte, il n'est pas rare de pouvoir l'isoler. Ce fait, joint à ceux qu'on observe au début du développement, permet de supposer que la bourse représente un organe glandulaire ancestral, un cæcum cloacal en régression, envahi par le tissu lymphoïde comme d'autres diverticules en régression (appendice des Mammifères, diverticule vitellin des Oiseaux), mais dans lequel une adaptation particulière, en vue d'une nouvelle fonction, se serait faite entre le tissu épithélial et le tissu lymphoïde mésodermique.

13° L'histoire de la bourse de Fabricius rappelle beaucoup celle du thymus. Comme lui, c'est un organe d'abord épithélial qui se transforme en un organe lymphoïde. Comme lui, c'est un organe transitoire qui s'atrophie progressivement à partir du moment où l'individu a atteint la maturité sexuelle. La sensibilité toute particulière du thymus et de la bourse de Fabricius à l'inanition et à l'irradiation, le mécanisme identique de l'involution caractérisée essentiellement par la disparition des lymphocytes sont encore des raisons de rapprocher ces deux organes. La bourse de Fabricius peut être considérée comme un thymus cloacal.

14° Comme la bourse de Fabricius, le thymus est un organe lympho-épithélial, c'est-à-dire un organe dans lequel tissu lymphoïde et tissu épithélial se sont associés et adaptés l'un à l'autre. Les faits sont plus frappants dans la bourse de Fabricius parce qu'ici, contrairement à ce qui se passe dans le thymus, le bourgeon épithélial reste en continuité avec le revêtement qui lui a donné naissance, tandis que dans le thymus, l'ébauche épithéliale primitive se sépare de sa matrice et subit des remaniements considérables. Chez les Poissons téléostéens cependant, le thymus reste en continuité avec l'épithélium pha-

ryngé. Ce thymus en plaque, plus simple, constitué essentiellement par un épaississement de l'épithélium du pharynx infiltré par les lymphocytes a beaucoup de points de ressemblance avec le follicule éversé de la bourse de Fabricius de certains Oiseaux. On trouve là des passages entre la bourse de Fabricius et le thymus de la plupart des Vertébrés dans lequel les éléments épithéliaux, complètement séparés de leur matrice originelle, sont représentés par les corpuscules de Hassall et le réticulum cellulaire qui y est adhérent. Les corpuscules de Hassall sont des centres d'involution des cellules du réticulum. Ce ne sont pas des restes épithéliaux fixes, mais des formations essentiellement mobiles qui apparaissent, se détruisent, réapparaissent. Leur raison d'être est dans l'absence d'une cavité glandulaire : le tissu épithélial du thymus ne trouvant pas de cavité pour éliminer les cellules évoluées produit des centres d'involution.

15° Le thymus et la bourse de Fabricius ne sont pas les seuls organes dans lesquels peuvent se voir des relations intimes entre un épithélium endodermique et un tissu lymphoïde mésenchymateux. En de nombreux points du tube digestif, les cellules lymphoïdes de la muqueuse s'accumulent au contact de l'épithélium de revêtement. Quelquefois, l'épithélium est soulevé ou épaissi, ou présente des dépressions; dans d'autres cas, c'est autour de véritables cryptes que se localise le tissu lymphoïde. Plus rarement, le revêtement épithélial forme une saillie, papille ou pli, dans lesquels s'accumule le tissu lymphoïde. Dans ces différents cas, les lymphocytes atteignent l'épithélium superficiel, le perforent, le découpent plus ou moins, de telle sorte que l'organe est formé de deux parties : un revêtement épithélial plus ou moins infiltré de lymphocytes, un tissu lymphoïde mésodermique sous-jacent.

Cette association de l'épithélium et des cellules lymphoïdes devient beaucoup plus intime dans la bourse de Fabricius et dans le thymus. Ici, le tissu épithélial s'est réellement adapté à une nouvelle fonction : il forme une véritable charpente, un réticulum; les cellules lymphoïdes de leur côté, parfaitement adaptées à cette situation particulière, se multiplient activement par mitose, au sein du réseau épithélial.

Nous trouvons ainsi dans les follicules clos, les plaques de Peyer, les différentes formations amygdaliennes, la bourse de Fabricius, le thymus, des exemples progressivement compliqués de ces rapports des cellules lymphoïdes avec le tissu épithélial. Dans la bourse de Fabricius et dans le thymus, cette association a pris un caractère particulièrement intime et c'est à eux qu'il convient surtout de réserver le terme d'organes lympho-épithéliaux.

Ces rapprochements n'ont pas qu'un intérêt morphologique. Il est bien difficile de croire qu'une association, d'abord fréquente et banale, mais qui se perfectionne graduellement dans les organes que nous avons cités est purement accidentelle, et il existe déjà dans la science un certain nombre de faits qui permettent d'imaginer que cette association du tissu lymphoïde et du tissu épithélial pourrait avoir un résultat physiologique.

Explication des Planches.

Planche XV.

Fig. 1. — *Poulet de deux mois.* — Bourse de Fabricius. Injection vasculaire. Coupe transversale d'un des plis lymphoïdes montrant les follicules régulièrement orientés, sectionnés suivant leur grand axe ; chacun d'eux est entouré par un réseau capillaire propre en forme de panier. — 35/1.

Fig. 2. — *Poulet de deux mois.* — Bourse de Fabricius. Injection vasculaire. Cinq follicules coupés suivant leur grand axe et montrant le réseau capillaire qui enveloppe chacun d'entre eux. Le réseau se trouve placé à la limite de la substance médullaire et de la substance corticale. — 90/1.

Fig. 3 — *Même préparation.* — Groupe de follicules sectionnés transversalement à leur grand axe. On voit nettement la place du réseau vasculaire situé dans la partie profonde de la substance corticale, contre la substance médullaire. Les branches qui paraissent aller en dedans appartiennent en réalité à la substance corticale ; l'effet est dû à l'obliquité et à l'épaisseur de la coupe ; aucun rameau ne pénètre dans la substance médullaire. — 90/1.

Fig. 4. — *Hibou commun.* — Bourse de Fabricius. Injection vasculaire. Follicule éversé. Coupe épaisse suivant l'axe. On voit sans le moindre doute que le réseau vasculaire appartient tout entier à la substance corticale et qu'aucune branche ne pénètre dans la substance médullaire, ici superficielle. — 100/1.

Planche XVI.

Fig. 5. — *Chouette effraie.* — Bourse de Fabricius. Follicule éversé sectionné suivant son axe. Zenker, Mallory. Le tissu conjonctif ne pénètre pas la substance médullaire. — 240/1.

Fig. 6. — *Embryon de Poulet du vingt et unième jour.* — Groupe de celllules éosinophiles dans le mésenchyme de la bourse. Mitose. Formes de passage avec les leucocytes à noyau polymorphe. — 2 000/1.

Fig. 7. — *Embryon de Poulet du dix-huitième jour.* — Bourse de Fabricius. Mésenchyme interfolliculaire. Formation de grains éosinophiles dans de petites cellules lymphoïdes ayant l'aspect de lymphocytes. Helly, éosine-orange, toluidine. — 2 000/1.

Fig. 8. — *Pigeon d'un mois.* — Involution prématurée de la bourse de Fabricius chez un individu se développant mal. Follicule involué, presque complètement privé de ses lymphocytes. L'antre du follicule ou calice forme un kyste épithélial rempli de leucocytes polynucléaires migrateurs. Zenker, éosine-orange, toluidine. — 220/1.

Planche XVII.

Fig. 9. — *Embryon de Poulet du dix-huitième jour.* — Bourse de Fabricius. Mésenchyme. Foyers hématopoïétiques dans lesquels on distingue la formation de leucocytes à grains éosinophiles et de globules rouges nucléés. Helly, éosine-orange, toluidine. — 1 000/1.

Fig. 10. — *Embryon de Poulet du vingt et unième jour.* — Bourse de Fabricius. Mésenchyme interfolliculaire. Trois cellules à grains éosinophiles à divers stades de la division indirecte. Zenker, éosine-orange, toluidine. — 2 000/1.

Fig. 11. — *Embryon de Poulet du quatorzième jour.* — Mésenchyme de la Bourse. Deux grosses cellules lymphoïdes contenant des grains acidophiles et deux leucocytes granuleux à noyau polymorphe. — 2 000/1.

Planche XVIII.

Fig. 12. — *Embryon de Poulet du dix-huitième jour.* — Follicule sectionné suivant son grand axe et montrant les deux variétés de cellules : les cellules épithéliales de charpente et les cellules lymphoïdes à protoplasme basophile. Remarquer la forme amiboïde de ces dernières, les fragments protoplasmiques et les grains rouges provenant de la dégénérescence nucléaire d'un certain nombre de cellules. Helly, éosine-orange, toluidine. — 1 000/1.

Fig. 13. — *Embryon de Poulet du quatorzième jour.* — Base d'un follicule.

Zone bordante. Pénétration des cellules lymphoïdes dans le bourgeon épithélial. Helly, éosine-orange, toluidine. — 2 000/1.

FIG. 14. — *Embryon de Poulet du vingt et unième jour.* — Mésenchyme de la Bourse. Groupe de cellules lymphoïdes éosinophiles. — 2 000/1.

FIG. 15. — *Embryon de Canard du vingt-cinquième jour.* — Follicule coupé suivant son grand axe. La substance corticale est déjà formée; on aperçoit sa limite marquée par les globules rouges des vaisseaux. Remarquer le panache épithélial qui fait saillie dans la cavité glandulaire. Zenker, éosine-orange, toluidine. — 320/1.

Index bibliographique.

1913. ACKERKNECHT (E.). — Zur Topographie des präfrenularen Mundhöhlenbodens vom Pferde. *Archiv f. Anatomie und Physiologie, An. Abth.*, p. 93.

1875. ALESI (VINCENZO). — Sulla borsa di fabricio negli uccelli. *Atti della Societa italiana di scienze naturali*, vol. XVIII, p. 133.

1854. BASSLINGER (J.). — Untersuchungen über die Schichtung des Darmcanals der Gans, über Gestalt und Lagerung seiner Peyer'schen Drüsen. *Sitz. der K. Ak. der Wiss. Wien*, Bd. XIII, p. 536.

1867. BORNHAUPT (TH.). — Untersuchungen über die Entwickelung der Urogenitalsystems beim Hühnchen, *In. Diss.*, Riga.

1882. BRAUN (M.). — Entwickelungsvorgänge am Schwanzende bei einigen Säugethieren mit Berücksichtigung der Verhältnisse beim Menschen. *Archiv f. Anatomie und Entwickelungsgeschichte*, p. 207.

1906. BÜHLER (A.). — Die Entwickelung der Kopulationsorgane der Amnioten: sinus uro-genitalis. *Hertwig's Handbuch der vergl. und exp. Entwickelungslehre der Wirbeltiere*, Bd. III, p. 836.

1913. CHAPPELLIER (A.). — Persistance et développement des organes génitaux droits chez les femelles adultes des oiseaux. *Bulletin scientifique de la France et de la Belgique*, 7e série, t. XLVII, fasc. 4, p. 361.

1911. CILLEULS (J. DES). — A propos de la signification physiologique de l'amitose; mitoses et amitoses provoquées expérimentalement dans l'épithélium des cornes utérines. *C. R. de l'Association des Anatomistes*, 13e réunion, Paris, p. 116.

1910. CLUNET (J.). — *Recherches expérimentales sur les tumeurs malignes.* Th. doct. méd., Paris. Steinheil.

1912. CRÉMIEU (R.). — *Etude des effets produits sur le thymus par les rayons X.* Th. doct. méd., Lyon.

1908. DANTSCHAKOFF (WERA). — Untersuchungen über die Entwickelung des Blutes und Bindegewebes bei den Vögeln. I. Die erste Entstehung der Blutzellen beim Hühnerembryo und der Dottersack als blutbildendes Organ. *An. Hefte*, Abth. I., Bd. XXXVII, Heft. 3, p. 473.

1909 *a*. ID. — Untersuchungen über die Entwicklung von Blut und Bindegewebe bei Vögeln. Das lockere Bindegewebe des Hühnchens im fetalen Leben. *Archiv f. mikr. Anatomie*, Bd. LXXIII, p. 117.

1909 *b*. ID. — Uber die Entwicklung des Knochenmarks bei denVögeln und über dessen Veränderungen bei Blutentziehungen und Ernährungsstörungen. *Archiv f. mikr. Anatomie*, Bd. LXXIV, p. 855.

1913. DARIER (J.). — Des nævo-carcinomes. *Bulletin de l'Association française pour l'étude du cancer*, 21 novembre.

1904. DISSELHORST (R.). — Ausführapparat und Anhangsdrüsen der männlichen Geschlechtsorgane, in *Oppel's Lehrbuch der vergleichenden mikroskopischen Anatomie der Wirbeltiere*, IV Teil, Jena, p. 90, Vögel.

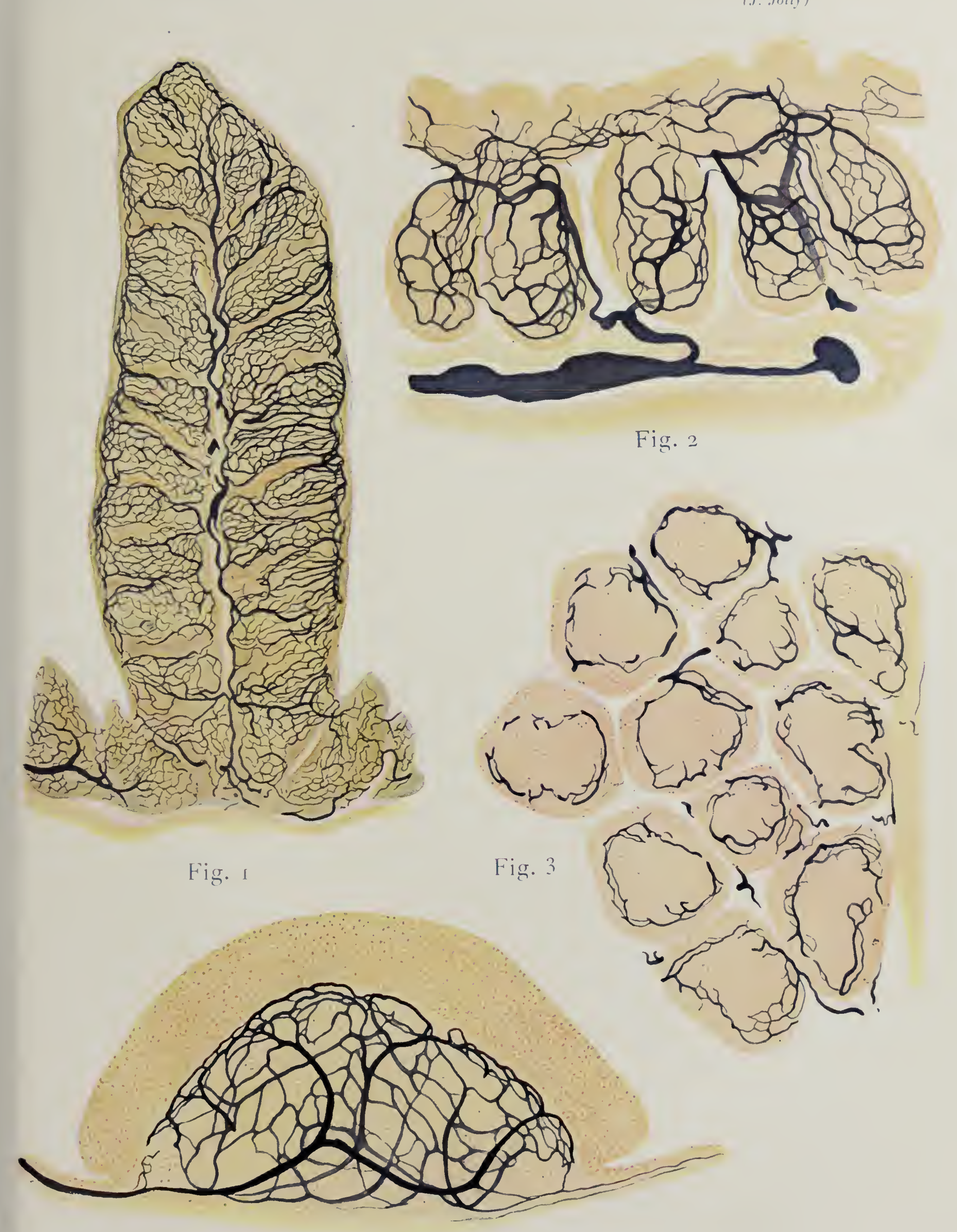


Fig. 1

Fig. 2

Fig. 3

Fig. 4

Masson et Cie, éditeurs

Karmanski, del. *Demoulin frères, sc.*

(J. Jolly)

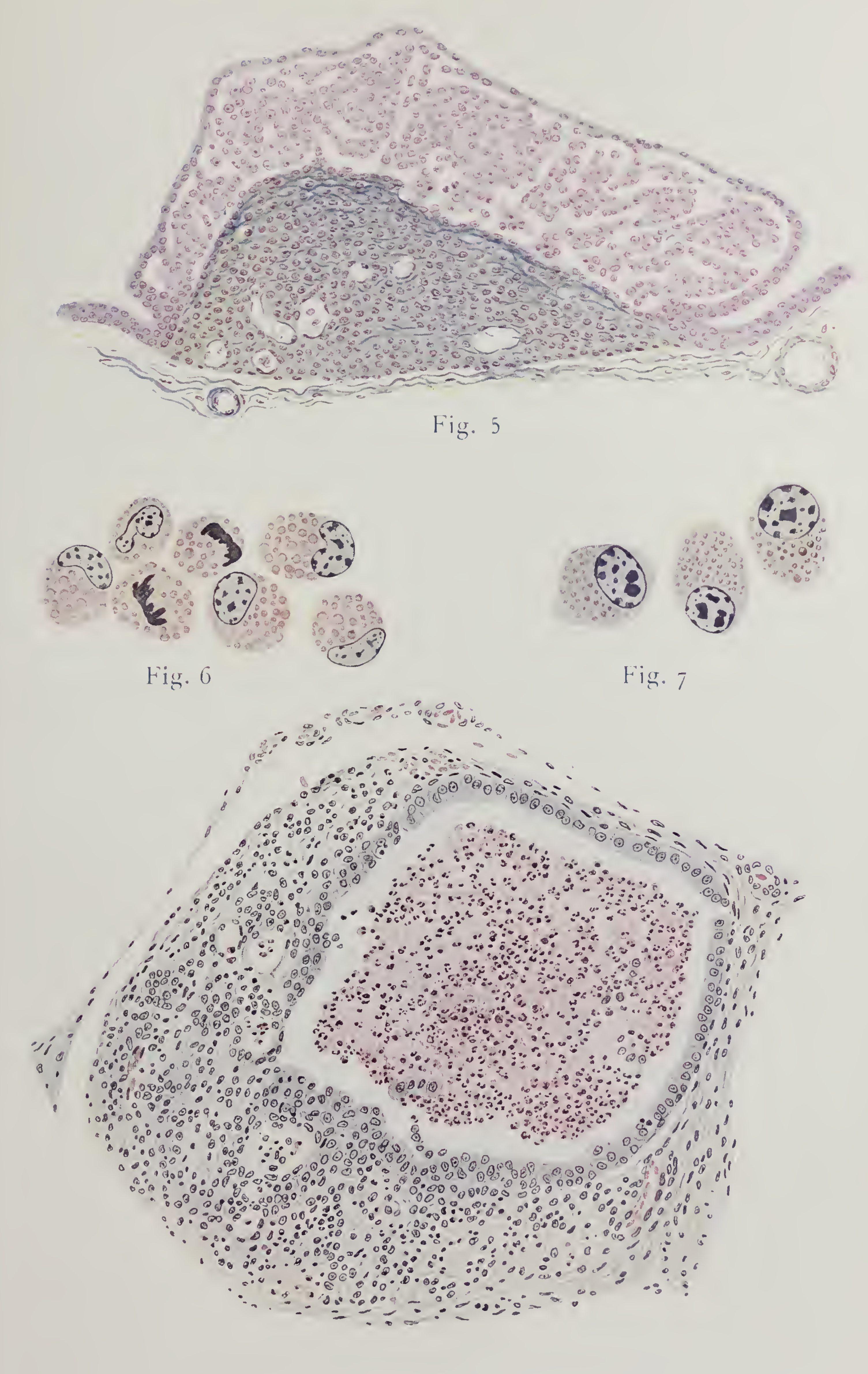


Fig. 5

Fig. 6

Fig. 7

Fig. 8

Masson et Cie, éditeurs

Karmanski, del. Demoulin frères, sc

(J. Jolly)

Fig. 9

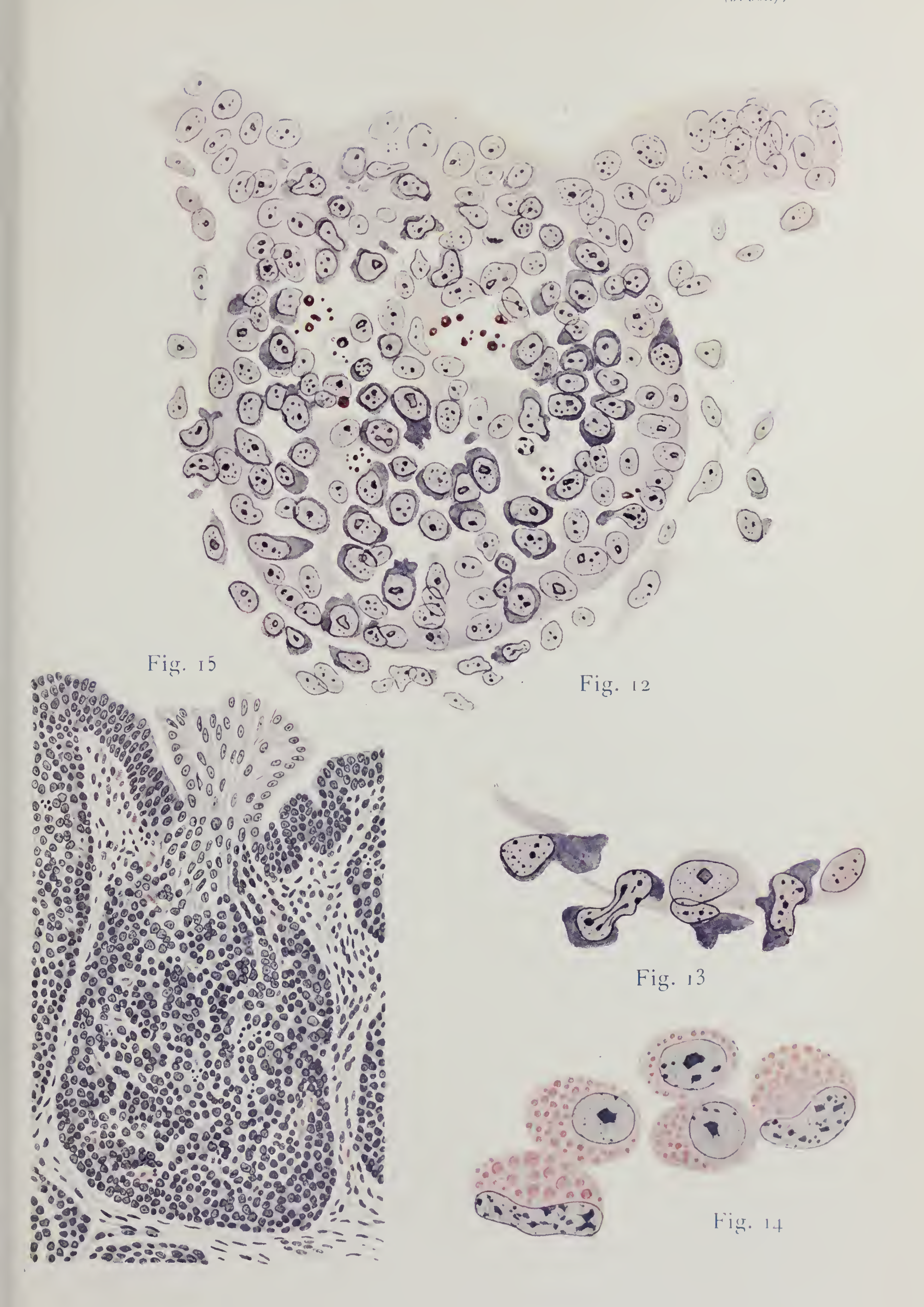


Fig. 10

Fig. 11

Masson et Cie, éditeurs

Karmanski, del. *Demoulin, frères, sc.*



MASSON ET Cie, ÉDITEURS

Karmanski, del. *Demoulin frères, sc.*

1909. Dominici (H.). — De l'origine lymphatique ou amyéloïde des polynucléaires ou leucocytes granuleux à noyau polymorphe. *Folia hœmatologica*, Bd. VIII, Juli, p. 97.

1912. Drzewina (Anna). — Cellules géantes dans l'épithélium intestinal des Téléostéens à jeun. *C. R. de la Société de Biologie*, 6 juillet, t. LXXIII, p. 18.

1909. Dustin (A.-P.) — Contribution à l'étude du thymus des reptiles. Cellules épithélioïdes, cellules myoïdes et corps de Hassall. *Archives de Zoologie expérimentale*, 5e série, t. II, n° 3, p. 43.

1913. Id. — Influence de l'alimentation sur le développement du thymus de *Rana fusca*. *C. R. de l'Association des Anatomistes*, 15° réunion, Lausanne, p. 28.

1862. Eberth (J.). — Neue Untersuchungen über Flimmerepithel im Vogeldarm. *Zeitschrift f. wiss. Zoologie*, Bd. XI, p. 95.

1905. Erdely (A.). — Untersuchungen über die Eigenschaften und die Entstehung der Lymphe. Fünfte Mitteilung. Uber die Beziehungen zwischen Bau und Funktion des lymphatischen Apparates des Darmes. *Zeitschrift f. Biologie*, Bd. XLVI, p. 119.

1902. Fleischmann (A.) und Pomayer (C.). — Morphologische Studien über Kloake und Phallus der Amnioten, III, die Vögel. *Morphologische Jahrbuch*, Bd. XXX, p. 614.

1888. Flesch (Max). — Uber Beziehungen zwischen Lymphfollikeln und secernierenden Drüsen im Œsophagus. *An. Anzeiger*, III., p. 283.

1877. Forbes (W.-A.). — On the Bursa Fabricii in Birds. *Proceedings of the zoological Society of London*, p. 304.

1898. Fuerst (E.). — Ueber die Veränderungen des Epithels durch leichte Wärme- und Kälteeinwirkungen beim Menschen und Säugethiere; zugleich ein Beitrag zur Theorie der Riezenzellen. *Ziegler's Beiträge z. path. Anatomie*, Bd. XXIV, p. 414.

1891. Gadow (H.). — Vögel. Cloake und Begattungsorgane. *Bronn's Klassen und Ordnungen des Thier-Reichs*, Bd. VI, Vierte Abth., p. 845.

1871. Gallèn (W.). —Ueber die Bursa Fabricii, *In. Diss.*, Dorpat.

1880. Gasser. — Die Entstehung der Cloakenöffnung bei Hühnerembryonen. *Archiv f. Anatomie und Entwickelungsgesch.*, p. 297.

1901. Ghika (Ch.). — *Etude sur le thymus.* Th. méd., Paris.

1908. Guieysse (A.). — Etude des cellules géantes expérimentales. La caryoanabiose, *C. R. de l'Ass. des Anatomistes*, Marseille, p. 44.

1905. Hammar (J.-Aug.). — Zur Histogenese und Involution der Thymusdrüse, *An. Anzeiger*, Bd. XXVII, p. 23 et 41.

1907. Id. — Uber die Natur der kleinen Thymuszellen. *Archiv f. Anatomie und Physiologie*, An. Abth., p. 83.

1909 *a*. Id. — Fünfzig Jahre Thymusforschung. *Ergebnisse der Anatomie und Entwickelungsgesch*, von Merkel und Bonnet, Bd. XIX, p. 1.

1909 *b*. Id. — Zur Kenntnis der Teleostierthymus, *Archiv f. mikr. Anatomie*, Bd. LXXIII, p. 1.

1908. Heidrich (K.). — Die Mund-Schlundkopfhöhle der Vögel und ihre Drüsen, *Morphologisches Jahrbuch*. Bd. LXXIII. p. 10.

1838. Huschke (Aemilius). — *De bursæ Fabricii origine*, Jena.

1901. Jolly (J.). — Sur les mouvements des myélocytes. *C. R. de la Société de Biologie*, 7 décembre, p. 1069.

1902 *a*. Id. — Sur quelques points de l'étude des globules blancs dans la leucémie, à propos de la fixation du sang. *Archives de méd. exp.*, janvier, p. 73.

1902 *b*. Id. — Sur les mouvements des lymphocytes. *C. R. de la Société de Biologie*, 7 juin 1902, p. 661.

1903 Id. — Sur les mouvements des lymphocytes. *Archives de méd. exp.*, janvier, p. 54.

1910 *a*. Id. — Sur les premières phases du développement de la bourse de Fabricius. *C. R. de la Société de Biologie*, 3 décembre, t. LXIX, p. 493.

1910 *b*. Id. — Sur la signification des figures de mitose que l'on observe dans les tissus séparés du corps, *C. R. de la Société de Biologie*, 24 décembre, t. LXIX, p. 608.

1911 *a*. Id. — Sur la fonction hématopoïétique de la rate pendant la période embryonnaire chez les oiseaux. *C. R. de la Société de Biologie*, 25 février, t. LXX, p. 259.

1911 *b*. Id. — Histogenèse des follicules de la bourse de Fabricius. *C. R. de la Société de Biologie*, 18 mars, t. LXX, p. 422.

1911 *c*. Id. — Sur la fonction hématopoïétique de la bourse de Fabricius. *C. R. de la Société de Biologie*, 1er avril, t. LXX, p. 498.

1911 *d*. Id. — Sur l'involution de la bourse de Fabricius. *C. R. de la Société de Biologie*, 8 avril, t. LXX, p. 564.

1911 *e*. Id. — La bourse de Fabricius et les organes lympho-épithéliaux. *C. R. de l'Association des Anatomistes*, 13e réunion, Paris, 9-13 avril p. 164.

1911 *f*. Id. — Sur les modifications histologiques de la bourse de Fabricius à la suite du jeûne. *C. R. de la Société de Biologie*, 28 octobre, t. LXXI, p. 323.

1913 *a*. Id. — Sur la vitesse du mouvement de reptation des leucocytes. *C. R. de la Société de Biologie*, 8 mars, t. LXXIV, p. 504.

1913 *b*. Id. — Sur les organes lympho-épithéliaux. *C. R. de la Société de Biologie*, 8 mars, t. LXXIV, p. 540.

1913 *c*. Id. — Modifications de la bourse de Fabricius à la suite de l'irradiation par les rayons X. *C. R. de la Société de Biologie*, 19 juillet, t. LXXV, p. 120.

1913. *d*. Id. — L'involution physiologique de la bourse de Fabricius et ses relations avec l'apparition de la maturité sexuelle. *C. R. de la Société de Biologie*, 20 décembre, t. LXXV, n° 37, p. 638.

1914. Id. — Sur les mouvements amiboïdes des petites cellules de la bourse de Fabricius et du thymus. *C. R. de la Société de Biologie*, 20 juin, t. LXXVII, n° 22, p. 148.

1911 *a*. Jolly (J.) et Levin (S.). — Sur les modifications de poids des organes lymphoïdes à la suite du jeûne. *C. R. de la Société de Biologie*, 28 octobre, t. LXXI. p. 321.

1911 *b*. Id. — Sur les modifications histologiques du thymus à la suite du jeûne. *C. R. de la Société de Biologie*, 4 novembre, t. LXXI, p. 374.

1912. Id. — Évolution des corpuscules de Hassall dans le thymus de l'animal jeûneur. *C. R. de la Société de Biologie*, 27 avril, t. LXXII, p. 642.

1909. Jonson (Arvid). — Studien über die Thymusinvolution. Die akzidentelle Involution bei Hunger. *Archiv f. mikr. Anatomie*, Bd. LXXIII p. 390.

1912. Jurisch (A.). — Über die Morphologie der Zungenwurzel und die Entwickelung des adenoïden Gewebes der Tonsillen und der Zungenbälge beim Menschen und bei einigen Tieren. *An. Hefte*, Bd. XLVII. Heft I, p. 35.

1903. Keibel (F.). — Zur Anatomie des Urogenitalkanals der Echidna aculeata var. typica. *An. Anzeiger*. Bd. XXII, p. 301.

1888. Killian (G.). — Ueber die Bursa und Tonsilla pharyngea. *Morphologisches Jahrbuch*, Bd. XIV, p. 618.

1893. Klaatsch (H.). — Über die Betheiligung von Drüsenbildungen am Aufbau der Peyerschen Plaques. *Morphologisches Jahrbuch*, Bd. XIX.

1884. Krauss (Ed.). — Beiträge zur Riesenzellenbildung in epithelialen Geweben. *Virchow's Archiv*, Bd. XCV, p. 249.

1857. Leydig (Fr.). — *Lehrbuch der Histologie des Menschen und der Tiere.*

1912. Levin (S.). — *Recherches expérimentales sur l'involution du thymus.* Thèse méd., Paris.

1905. Loeb (Leo). — Ueber hypertrophische Vorgänge bei der Follikelatresie nebst Bemerkungen über die Oocyten in den Marksträngen und über Teilungserscheinungen am Ei im Ovarium des Meerschweinchens. *Archiv f. mikr. Anatomie*, Bd. LXV, p. 728.

1885 *a*. Malassez (L.). — Sur l'existence d'amas épithéliaux autour de la racine

des dents chez l'Homme adulte et à l'état normal (débris épithéliaux paradentaires). *Archives de Physiologie*, 1[er] semestre, p. 129 et 309.

1885 *b*. MALASSEZ (L.). — Sur le rôle des débris paradentaires. *Archives de Physiologie*, 2[e] semestre, p. 379.

1910. MALASSEZ (L.) ET GALIPPE (V.). — *Les débris épithéliaux paradentaires*. Paris.

1856. MARTIN SAINT-ANGE (G.-J.). — Étude de l'appareil reproducteur dans les cinq classes d'animaux vertébrés, au point de vue anatomique, physiologique et zoologique. *Ac. des sciences, mémoires présentés par divers savants*, t. XIV, p. 1.

1914. MASSON ET PEYRON. — A propos des tumeurs mixtes des glandes salivaires. Spécificité cellulaire et tumeurs mixtes. *Bulletin de l'Association française pour l'étude du cancer*, 27 avril, t. VII, 7[e] année, n° 4, p. 219.

1906. MAURER (F.). — Die Entwickelung des Darmsystems. *Handbuch der vergl. und exp. Entwickelungslehre der Wirbeltiere,* von O. Hertwig., Bd. II. Teil I, p. 109.

1907. MAXIMOW (A.). — Experimentelle Untersuchungen zur postfötalen Histogenese der myeloïden Gewebes. *Ziegler's Beiträge zur path. Anatomie*, Bd. XLI, p. 122.

1909. *a*. Id. — Untersuchungen über Blut und Bindegewebe. I. Die fruhesten Entwickelungstadien der Blut-und Bindegewebszellen beim Säugetierembryo, bis zum Anfang der Blutbildung in der Leber. *Archiv f. mikr. Anatomie*, Bd. LXXIII, p. 444.

1909. *b*. Id. — Untersuchungen über Blut und Bindegewebe. II, Ueber die Histogenese der Thymus bei Säugetieren. *Archiv f. mikr. Anatomie*, Bd. LXXIV, p. 525.

1910. Id. — Untersuchungen über Blut und Bindegewebe. III. Die embryonale Histogenese des Knochenmarks der Saugetiere. *Archiv f. mikr. Ana tomie*, Bd. LXXVI, p. 1.

1912 *a*. Id. — Untersuchungen über Blut und Bindegewebe, IV. Ueber die Histogenese der Thymus bei Amphibien. *Archiv f. mikr. Anatomie*, Bd. LXXIX, Abth. 1, p. 560.

1912 *b*. Id. — Untersuchungen über Blut und Bindegewebe, V. Ueber die embryonale Entwickelung der Thymus bei Selachiern. *Archiv f. mikr. Anatomie*, Bd. LXXX, Abth. I, p. 39.

1885. MIHALKOVICS (G. v.). — Untersuchungen über die Entwickelung des Harn-und Geschlechtsapparates der Amnioten. *Intern. Monatschrift f. Anatomie u. Histologie*, Bd. II, p. 41, 65, 284, 307, 347, 387, 435.

1900. OPPEL (A.). Schlund und Darm. *Lehrbuch der vergl. mikr. Anatomie der Wirbeltiere.*

1911. OSAWA (G.). — Ueber die Bursa Fabricii der Vögel. *Mitteilungen aus der med. Fakultät der Kaiserl. Universität zu Tokyo*, Bd. IX p. 299.

1905. PAPPENHEIM (A.). — Zur Frage der Entstehung eosinophiler Leukozyten. *Folia hæmatologica*, n° 3, p. 166.

1911. PAUTRIER (L.-M.) ET GOUIN (J.). — Contribution à l'étude de l'anatomie pathologique et de la pathogénie de l'acné chéloïdienne de la nuque. *Annales de dermatologie et de syphiligraphie*, 2, p. 206.

1891. PRENANT (A.). — Annotations sur le développement du tube digestif chez les Mammifères. *Journal de l'Anatomie*, t. XXVII, p. 197.

1843. RAPP (W. v.). — Ueber die Tonsillen der Vögel. *Müller's Archiv f. Anatomie, Physiologie und wiss. Medicin*, p. 19.

1879. RENAUT (J.). — Sur les organes lympho-glandulaires et le pancréas des Vertébrés. *C. R. Ac. des sciences*, 28 Juillet, t. LXXXIX, p. 247.

1883. Id. — Sur l'épithélium fenêtré des follicules clos de l'intestin du Lapin et de ses stomates temporaires. *C. R. de l'Ac. des sciences*, 30 juillet, p. 334, et *Traité d'histologie pratique*, Paris, 1899, t. II, p. 1386.

1911 *a*. REGAUD (Cl.) ET CRÉMIEU (R.). — L'évolution des corpuscules de Hassall dans le thymus röntgénisé du Chat: I. Mécanisme de l'accroissement de

Octobre 1915.

ces corpuscules. *C. R. de la Société de Biologie*, 28 octobre, t. LXXI, n° 29, p. 325.

1911 *b*. REGAUD (Cl.) ET CRÉMIEU. — Sur les modifications provoquées par la röntgénisation dans le tissu conjonctif périlobulaire du thymus, chez le Chat. *C. R. de la Société de Biologie*, 25 novembre, t. LXXI, p. 501.

1913. Id. — Sur la formation temporaire de tissu myéloïde dans le thymus, pendant l'involution de cet organe, consécutive à l'action des rayons X. *C. R. de la Société de Biologie*, 3 mai, t. LXXIV, p. 960.

1885. RETTERER (E.). — Contribution à l'étude du cloaque et de la bourse de Fabricius chez les Oiseaux. *Journal de l'Anatomie*, t. XXI, p. 369.

1890. Id. — Sur l'origine et l'évolution de la région ano-génitale des Mammifères. *Journal de l'Anatomie*, t. XXVI, p. 126 et 153.

1893. Id. — Sur la part que prend l'épithélium à la formation de la bourse de Fabricius, des amygdales et des plaques de Peyer. *Journal de l'Anatomie*, t. XXIX, p. 137.

1910 *a*. RETTERER (Ed.) ET LELIÈVRE (Aug.). — Bourse de Fabricius et plaques de Peyer des Oiseaux. *C. R. de la Société de Biologie*, 16 juillet, t. LXIX, n° 26, p. 114.

1910 *b*. Id. — Modifications évolutives et régressives de la bourse de Fabricius, *C. R. de la Société de Biologie*, 23 juillet, t. LXIX, p. 169.

1913 *a*. Id. — Nouvelles recherches sur la bourse de Fabricius. *C. R. de la Société de Biologie*, 25 janvier, t. LXXIV, p. 182.

1913 *b*. Id. — Homologies de la bourse de Fabricius, *C. R. de la Société de Biologie*, 22 février, t. LXXIV, n° 8, p. 382.

1913 *c*. Id. — Hématopoïèse dans le thymus. *C. R. de la Société de Biologie*. 1er mars, t. LXXIV, n° 9, p. 445.

1910. SABOURAUD (R.). — Sur quelques points de l'anatomie pathologique du lichen plan de Wilson. *Annales de dermatologie et de syphiligraphie*, 5e série, t. I, p. 490.

1900. SCHREINER (K.-E.). — Beiträge zur Histologie und Embryologie des Vorderdarmes der Vögel. *Zeitschrift f. wiss. Zoologie*, Bd. LXVIII, p. 481.

1903. SCHUMACHER (SIEGMUND V.). — Ueber die Entwickelung und den Bau der Bursa Fabricii. *Sitz. der math. naturw. Kl. der K. Akad. der wiss. Wien.*, Bd. CXII, Abth. III, p. 163.

1880. STIEDA (LUDWIG). — Ueber den Bau und die Entwickelung der Bursa Fabricii. *Zeitschrift f. wiss. Zoologie*, Bd. XXXIV, p. 296.

1884. STÖHR (Ph.). — Ueber Mandeln und Balgdrüsen. *Virchow's Archiv*, Bd. XCVII, p. 211.

1886. STRAHL (H.). — Zur Bildung der Cloake des Kaninchenembryo. *Archiv f. Anatomie und Entwickelungsgeschichte*, p. 156.

1893. TOMARKIN (E.). — Lieberkühn'sche Krypten und ihre Beziehungen zu den Follikeln beim Meerschweinchen. *An. Anzeiger*, VIII, p. 202.

1888. TOURNEUX (F.). — Sur les premiers développements du cloaque, du tubercule génital et de l'anus chez l'embryon du Mouton. *Journal de l'Anatomie*, t. XXIV, p. 503.

1889. Id. — Sur le développement et l'évolution du tubercule génital chez le fœtus humain dans les deux sexes. *Journal de l'Anatomie*, t. XXV, p. 229.

1890. Id. — Note sur l'intestin caudal chez l'embryon de Chat. *C. R. de la Société de Biologie*, 22 février, p. 97.

1887. TOURNEUX (F.) ET HERRMANN (G.). — Sur la persistance de vestiges médullaires coccygiens pendant toute la vie fœtale chez l'Homme et sur le rôle de ces vestiges dans la production des tumeurs sacro-coccygiennes congénitales. *Journal de l'Anatomie*, t. XXIII, p. 498.

1912. UNZEITIG (H.). — Ueber die Einwirkung der Röntgenstrahlen auf die Bursa Fabricii und einige andere Organe junger Hühner. *An. Anzeiger*, Bd. XLII, n° 1, p. 22.

1913. Id. — Ueber die Einwirkung der Röntgenstrahlen auf die Bursa Fabricii

und einige andere Organe junger Hühner. *Archiv f. mikr. Anatomie*, Bd. LXXXII, Abth. I, p. 380.
1899. Ver Eecke (A.). — Structure et modifications fonctionnelles du thymus de la Grenouille. *Bulletin de l'Académie royale de médecine de Belgique*, IV[e] série, t. XIII, p. 67.
1911. Vialleton (L.). — *Eléments de morphologie des vertébrés*, Paris.
1905 *a*. Weidenreich (Fr.). — Zur Frage nach der Entstehung der eosinophilen Leukozyten. *Folia hæmatologica*, n° 3, p. 163.
1905 *b*. Id. — Ueber die Enstehung der weissen Blutkörperchen im postfetalen Leben. *Verh. d. An. Gesellschaft*, 19 Versammlung, *Int. An. Kongress in Genf*, 6-10 August, p. 71.
1908. Id. — Morphologische und experimentelle Untersuchungen über Entstehung und Bedeutung der eosinophilen Leukocyten. *Verh. der An. Gesellschaft*, Berlin, 22-25 april, p. 81.
1912. Id. — Die Thymus des erwachsenen Menschen als Bildungsstätte ungranulierter und granulierter Lenkozyten. *Münchener med. Wochenschrift*, n° 48.
1901. Weil (E.). — *Le sang et les réactions défensives de l'hématopoïèse dans l'infection variolique*, Thèse doct. méd., Paris.
1913. Weill (P.). — Ueber die Bildung von Leukozyten in der menschlichen und tierischen Thymus des erwachsenen Organismus. *Archiv f. mikr. Anatomie*, Bd. LXXXIII, Abth. I, p. 305.
1888. Wenckebach (K.-F.). — *De Ontwikkeling en de bouw der Bursa Fabricii*. Utrecht.
1896. Id. — Die Follikel der Bursa Fabricii. *An. Anzeiger*, Bd. XI, p. 159.
1904. Zachariadès (P.-A.). — Sur la nature des filaments axiles. Fibrilles conjonctives avec collagène et fibrilles conjonctives sans collagène. *C. R. de la Société de Biologie*, 20 février, I, p. 305.

Juillet 1914.

SUR LE MODE

DE

FORMATION DE L'AMIDON DANS LES RADICULES DE MAÏS ET DE RICIN

(*Rectification d'une erreur commise dans notre mémoire antérieur.*)

Par A. GUILLERMOND

Planche XIX.

Dans notre mémoire sur l'origine des plastes des végétaux et sur le mode de formation de l'amidon [1], nous avons laissé passer une erreur matérielle dont heureusement nous nous sommes aperçu en poursuivant nos recherches sur le même sujet et que nous tenons à rectifier immédiatement.

Dans le chapitre IV, *Origine des leucoplastes ou amyloplastes et mode de formation de l'amidon*, p. 339, nous décrivons les divers processus de l'élaboration de l'amidon dans la radicule d'un certain nombre de plantules (Maïs, Ricin, Orge, Haricot, Pois), et, prenant comme exemple la radicule de Maïs qui nous avait surtout servi d'objet d'étude et où les phénomènes sont particulièrement nets, voici la description que nous donnons :

« Si l'on examine une coupe longitudinale de radicule de Maïs, au bout de quelques jours de germination et après fixation et coloration par la méthode de Regaud ou par celle de Benda, on observe, dans la partie la plus jeune du méristème subterminal, de petites cellules qui n'offrent pas d'amidon (Pl. XIII, fig. 1); elles renferment un noyau situé au centre pourvu d'un seul nucléole et un cytoplasma très dense, creusé

1. Recherches sur le mode de formation de l'amidon et sur les plastes (leuco-chloro- et chromoplastes) des végétaux. Contribution à l'étude des mitochondries chez les végétaux, *Arch. d'anat. microsc.*, t. XIV, décembre 1912.

de petites vacuoles. Le chondriome est très développé et constitué à la fois par des grains mitochondriaux et par des chondriocontes plus ou moins allongés ; ces éléments sont répartis dans tout le cytoplasma....

« Une observation attentive montre que c'est aux dépens de ces mitochondries que naissent les grains d'amidon dans les parties les plus âgées du méristème, celles qui sont situées au voisinage de la coiffe ou dans la région supérieure qui donne naissance aux différents tissus de la racine. C'est dans cette dernière partie qu'il est le plus facile de suivre les différentes phases de la formation de l'amidon. C'est donc celle que nous choisirons pour résumer nos observations.

« Dans cette région, on voit une partie des mitochondries, surtout les chondriocontes, se placer autour du noyau. Là elles subissent un léger accroissement de volume et se distinguent généralement des autres par leurs dimensions un peu plus élevées. Bientôt les chondriocontes de la région périnucléaire produisent sur leur trajet de très petits renflements qui seront le siège de l'élaboration de l'amidon (Pl. XIII, fig. 2) [1], tantôt le chondrioconte donne naissance à deux renflements, l'un à chacune de ses extrémités et prend ainsi la forme d'un haltère ; tantôt il n'en fournit qu'un seul : celui-ci est généralement situé à l'extrémité du chondrioconte qui possède alors une forme de spermatozoïde ou de têtard. Dans quelques cas, il peut se localiser au milieu du chondrioconte qui devient fusiforme. Chacun de ces renflements sont le point de départ d'un grain d'amidon composé....

« Voici comment s'effectue l'élaboration de l'amidon : de petits grains brillants et incolores apparaissent dans ces renflements soit successivement, soit simultanément (Pl. XIII, fig. 3 à 7). Les petits grains formés dans un même renflement s'accroissent peu à peu aux dépens de la substance du leucoplaste dans lequel ils sont inclus. Celui-ci semble d'abord augmenter de volume, puis très rapidement s'amincit et finit par se réduire de plus en plus (Pl. XIII, fig. 8 à 12). Bientôt il ne s'aperçoit plus que

1. Par suite d'une erreur d'impression, cette figure est indiquée dans l'explication de la planche comme appartenant à l'Orge.

sous la forme d'une mince pellicule entourant le grain composé avec une trame plus tenue, séparant encore chacun des grains élémentaires. La trame intérieure disparaît et la pellicule superficielle elle-même ne tarde pas à s'interrompre de place en place, puis semble disparaître complètement à la maturité du grain composé. Pendant une partie de sa croissance, le grain composé reste muni de un ou deux prolongements mitochondriaux, suivant qu'il s'est formé à l'extérieur ou au milieu du chondrioconte. Lorsque deux grains composés sont nés à l'intérieur d'un même chondrioconte, ils peuvent rester assez longtemps réunis l'un à l'autre par un mince filet mitochondrial (Pl. XIII, fig. 12).

« Les grains mitochondriaux, qui avec les chondriocontes constituent le chondriome, peuvent eux-mêmes dans quelques cas produire de l'amidon.... »

Plus loin nous donnons une courte description des mêmes phénomènes dans la radicule de Ricin.

« Ici, disons-nous, les cellules du méristème subterminal de la racine renferment comme dans le cas précédent un chondriome composé de grains mitochondriaux, et surtout de chondriocontes; mais, au moment de l'élaboration de l'amidon, les chondriocontes qui viennent s'accoler au noyau, accroissent assez notablement leur épaisseur au point de la doubler. Ils se distinguent alors nettement des mitochondries à l'état de repos (Pl. XIII, fig. 18 et 21). Ils évoluent comme précédemment. Chacun d'eux donne naissance soit à l'une de ses extrémités, soit aux deux, soit en son milieu à un petit renflement qui représente un leucoplaste, etc.... Mais ici les leucoplastes sont un peu plus gros que dans la racine du Maïs. Leur évolution ultérieure ne diffère pas du cas précédent. Ainsi dans la plantule du Ricin, les leucoplastes sont donc sensiblement plus différenciés que dans les autres plantules que nous avons examinées. »

Les recherches que nous avons poursuivies depuis, soit dans le but de préciser certains détails de la formation des plastes aux dépens des mitochondries, soit en vue d'observer l'origine de l'anthocyane et des composés phénoliques, nous ont obligé

à examiner de nouveau nos préparations et à en faire de nouvelles. Or l'examen de nos anciennes préparations de radicule de Maïs nous a montré l'existence d'anthocyane dans un grand nombre de cellules disposées en files et réparties dans le parenchyme de la racine, exactement analogues à celles que l'on observe dans la radicule de Ricin. Comme les radicules de Maïs n'offrent pas d'anthocyane et que d'autre part la dimension des cellules et les processus de la formation de l'amidon dans nos préparations correspondaient exactement avec ce que l'on constatait dans des préparations récentes que nous avions eu l'occasion de faire de la radicule de Ricin, l'idée nous est venue que nous avions peut-être été victime d'une erreur d'étiquetage et que nos préparations, considérées comme radicules de Maïs; pouvaient être des préparations de radicule de Ricin dont l'étiquette aurait été inexacte. Pour éclaircir cette question, nous avons fait de nouvelles préparations de radicule de Maïs et nous avons pu nous assurer que la formation de l'amidon ne s'y effectue pas de la même manière que dans la radicule de Ricin : il est donc impossible de confondre ces deux radicules, et il est certain que nous sommes trompé dans l'étiquetage. Un examen des blocs de paraffine où se trouvaient inclus les radicules que nous avions examinées dans nos recherches d'il y a deux ans, nous a donné l'explication de notre erreur. Ces blocs se trouvaient dans deux flacons dont l'un portait sur l'étiquette « *radicule de Maïs* » et dont l'autre était catalogué comme « *radicule de Ricin* ». L'examen de coupes des inclusions qui se trouvaient dans ces deux flacons nous montra que tous deux refermaient des radicules de Ricin. Par conséquent, il y avait eu une erreur inexplicable dans l'étiquetage et ce que nous avions étudié sous le nom de radicule de Maïs se rapportait en réalité à des racines de Ricin.

Comme les radicules de toutes les plantules que nous avons examinées présentent dans la région de leur méristème terminal, en coupe très fine, exactement les mêmes caractères, il nous était impossible de nous apercevoir de cette erreur initiale.

Quant à la courte description et aux quelques figures que nous avons données dans notre mémoire de la radicule de Ricin,

elles reposaient sur l'étude que nous avions faite du second des flacons, celui qui portait une étiquette exacte. L'examen un peu rapide que nous en avions fait nous avait montré des cellules où les chondriocontes qui produisaient de l'amidon s'épaississaient assez sensiblement. Ces figures nous avaient frappé et nous en avions conclu que dans la radicule de Ricin les amyloplastes sont plus différenciés que dans la racine de Maïs. En réalité, la radicule de Ricin constitue le plus bel exemple que nous connaissions de formation de l'amidon à peu près directe au sein des chondriocontes. Le plus souvent, les chondriocontes qui jouent le rôle d'amyloplastes ne se différencient que très peu, ne grossissent que très légèrement; dans certains cas beaucoup moins fréquents qui avaient attiré exclusivement notre attention dans notre mémoire, ils subissent une différenciation plus marquée. Ainsi toutes les figures 1 à 12 de la Planche XIII de notre mémoire indiquées sous le nom de radicule de Maïs se rapportent comme les figures 18 à 21 de la même planche à la radicule de Ricin. L'amidon s'y forme, comme dans les autres racines que nous avions étudiées (Pois, Haricot) et comme dans celle de Courge (que nous avons observée plus récemment), au sein de chondriocontes. Ce mode semble donc de beaucoup le plus fréquent.

Au contraire dans la radicule de Maïs dont nous venons de faire une étude détaillée, l'amidon se forme d'une manière très différente. La partie la plus jeune du méristème renferme de petites cellules pourvues d'un gros noyau, avec un cytoplasme parsemé de petites vacuoles et un chondriome à peu près exclusivement constitué par des mitochondries granuleuses. (fig. 1 et 2). On n'y trouve que très rarement des chondriocontes (fig. 3) : ceux-ci se rencontrent surtout dans les cellules des cordons procambiaux et encore y sont-ils plus rares que les mitochondries granuleuses.

Dans les parties plus âgées où le méristème commence à se différencier, on voit se former surtout autour du noyau de petits grains environ deux ou trois fois plus gros que les mitochondries ordinaires et qui résultent d'une différenciation de ces éléments : ce sont des amyloplastes (fig. 5 et 6).

Ces éléments ne tardent pas à élaborer en leur centre un petit grain d'amidon (fig. 7, 9 et 10). D'autres grains apparaissent ensuite à côté du premier et ainsi se forme un grain d'amidon composé qui reste pendant quelque temps enveloppé d'une écorce mitochondriale. Dans quelques rares cellules (fig. 9), notamment dans les cordons procambiaux, on observe la formation d'amidon au sein des chondriocontes par un processus analogue à celui que nous avons décrit dans la radicule de Ricin, mais ce mode ne se rencontre qu'exceptionnellement.

Ainsi, tandis que dans la radicule de Ricin, l'amidon se forme presque toujours au sein des chondriocontes, rarement au sein de mitochondries granuleuses, au contraire, dans la radicule de Maïs, il naît presque constamment au sein de mitochondries granuleuses et exceptionnellement au sein de chondriocontes. La formation de l'amidon dans la racine de Maïs s'accomplit donc exactement par le même processus que nous avons décrit pour le tubercule de Pomme de terre.

Nous avons tenu à rectifier immédiatement cette erreur bien involontaire de notre part, et nous nous excusons de l'avoir commise. Elle ne modifie en rien l'ensemble de nos résultats et nos interprétations générales, et ne touche qu'au détail des processus de la formation de l'amidon. Mais il était urgent de la rectifier afin de ne pas compliquer les recherches des observateurs qui voudraient vérifier nos observations.

Juin 1914.

Explication de la Planche.

Formation des amyloplastes dans la radicule de Maïs.

1 et 2. — Cellules de la partie la plus jeune du méristème avec de nombreuses mitochondries granuleuses et quelques rares chondriocontes.

3. — Cellules d'une partie plus âgée du méristème : on y voit un certain nombre de chondriocontes et de nombreuses mitochondries granuleuses.

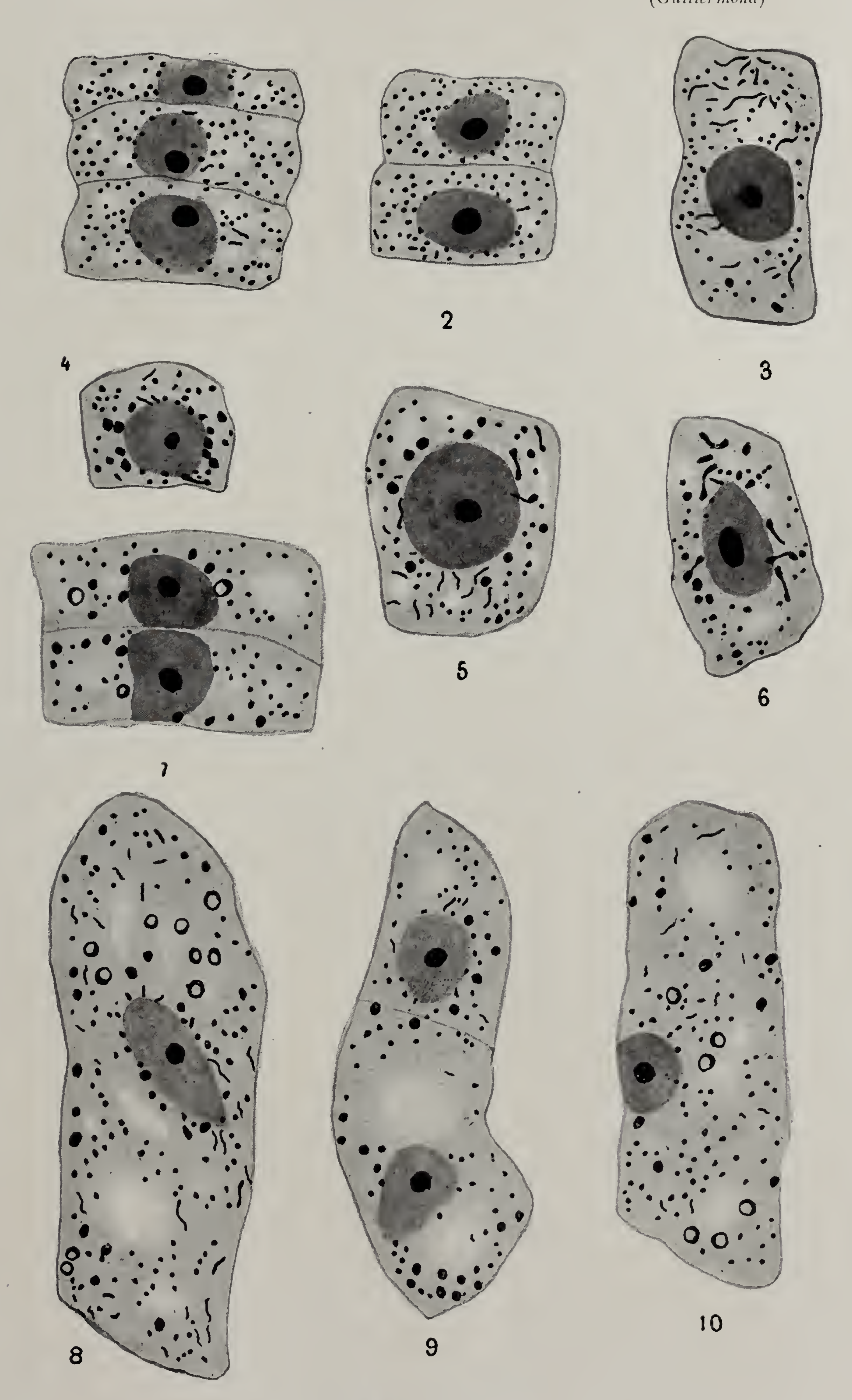
4 et *9.* — Cellules d'une partie plus âgée du méristème, où un certain nombre de mitochondries granuleuses ont augmenté de volume et se sont transformées en amyloplastes sphériques ; on observe des intermédiaires entre ces amyloplastes et les mitochondries granuleuses.

5 et *6.* — *Id.* — Ici quelques chondriocontes se transforment en haltères dont les deux têtes vont devenir des amyloplastes.

7 et *10.* — Cellules parenchymateuses de la radicule : un certain nombre des amyloplastes ont déjà élaboré un grain d'amidon.

(Méthode de Regaud. Grossissement 1 500).

(*Guillermond*)



Masson et Cie, éditeurs.

TABLE DES AUTEURS

Coulommiers. — Imp. PAUL BRODARD.

ARCHIVES

D'ANATOMIE MICROSCOPIQUE

FONDÉES PAR

E.-G. BALBIANI ET L. RANVIER

PUBLIÉES PAR

L. RANVIER ET **L.-F. HENNEGUY**

MEMBRE DE L'INSTITUT
PROFESSEUR HONORAIRE D'ANATOMIE GÉNÉRALE
AU COLLÈGE DE FRANCE

MEMBRE DE L'INSTITUT
PROFESSEUR D'EMBRYOGÉNIE COMPARÉE
AU COLLÈGE DE FRANCE

TOME XVI. — FASCICULE III-IV ET DERNIER

Avec 7 planches hors texte et 128 figures dans le texte.

PARIS
MASSON ET Cie, ÉDITEURS
LIBRAIRES DE L'ACADÉMIE DE MÉDECINE
120, BOULEVARD SAINT-GERMAIN (6e)

Ce cahier a été publié en Octobre 1915.

AVIS. — Ce cahier termine l'abonnement au tome XVI et contient le titre et les tables du volume.
Le tome XVII paraîtra dans les mêmes conditions. Les abonnés qui ne l'ont pas encore fait sont priés de renouveler leur souscription sans aucun retard. **Le premier cahier du tome XVII ne sera pas servi d'office.**
Voir au dos les conditions de publication.

SOMMAIRE

CONDITIONS DE LA PUBLICATION :

Les *Archives d'Anatomie microscopique* paraissent depuis 1898 par fascicules d'environ 150 pages accompagnés de figures dans le texte et de planches en noir et en couleurs.

4 fascicules, paraissant dans le courant d'une année, forment un volume. — On s'abonne pour un volume.

PRIX DE L'ABONNEMENT : **50** francs.

Tarif des tirages à part des *Archives d'Anatomie microscopique* tirés en même temps que la publication :

Les auteurs des mémoires reçoivent gratuitement 50 exemplaires à part de leurs mémoires.

Ils peuvent en outre s'en procurer, à leurs frais, un plus grand nombre d'après le tarif ci-dessous :

	à 50 exemplaires.	à 100 exemplaires.
Par feuille in-8° (16 pages)......	3 francs.	6 francs.

Les planches hors texte, quand il y en aura, seront facturées au tarif ci-dessous (impression, papier et brochage) :

	à 50 exemplaires.	à 100 exemplaires.
Une planche en une seule impression.	6 francs.	12 francs.
Une planche en deux impressions...	9 —	18 —
Une planche en trois impressions...	12 —	24 —

etc., c'est-à-dire une augmentation de 3 francs par couleur pour 50 exemplaires et de 6 francs pour 100 exemplaires.

Il faut ajouter à ces prix, pour la couverture passe-partout imprimée, quel que soit le nombre des feuilles du tirage à part :

Pour 100 exemplaires..........	3 fr.
Pour 50 exemplaires..........	1 fr. 50

Les tirages à part ne peuvent, en aucun cas, être mis dans le commerce.

Coulommiers. — Imp. Paul BRODARD.




UNIVERSITY OF ILLINOIS-URBANA
3 0112 116717346